ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 82

5

МАЙ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1997

УДК 581.557.63 : 582.5/9

© А. В. Жук

МОРФОГЕНЕЗ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ГАУСТОРИЙ У ВИДОВ РОДА *CUSCUTA* (*CUSCUTACEAE*)

A. V. ZHUK. HAUSTORIA MORPHOGENESIS AND ORIGIN IN *CUSCUTA* SPECIES (*CUSCUTACEAE*)

Приведено описание основных стадий морфогенеза гаустории повиликовых и сделана попытка сопоставления структуры и процессов развития гаустории и типичного придаточного корня с целью выяснения возможных путей их эволюционного происхождения. На поперечных срезах на светооптическом уровне изучены зоны контакта паразита со своими хозяевами — высшими растениями, представителями различных систематических групп. С помощью сканирующего электронного микроскопа изучены аберрантные («стерильные») гаустории, встречающиеся у большинства видов повилик. На основании полученных результатов высказано предположение, что гаустории у повиликовых, вероятнее всего, являются новообразованиями, возникающими у них в ходе специализации к паразитическому образу жизни, и не имеют корневого происхождения.

Семейство повиликовых *Cuscutaceae* Dumort. состоит из одного рода *Cuscuta* L., все 158 видов (Yuncker, 1932) которого являются облигатными паразитами высших растений. Повиликовые представляют собой одну из самых специализированных групп цветковых растений-паразитов. В ходе эволюции они полностью утратили корневую систему, значительной редукции подвергся ассимиляционный аппарат, изменился характер онтогенеза.

В пределах рода выделяют 3 подрода: *Cuscuta* Engelm., *Grammica* Engelm. и *Monogyna* Engelm. (Engelmann, 1859). Виды, относящиеся к различным подродам, весьма сильно отличаются друг от друга по многим признакам, касающимся их анатомии, морфологии, эмбриологии и биологии в целом (Mirande, 1900; Меликян, Ханджян, 1968; Терехин, 1977; Бейлин, 1986; Терехин, Котов, 1988, и др.). Представители подрода *Monogyna* Engelm. имеют по сравнению с видами двух других подродов рода более продолжительный период автономного существования, менее редуцированный ассимиляционный аппарат и еще ряд других признаков, позволяющих говорить об их относительно меньшем уровне специализации и рассматривать данный подрод как исходную модель для установления основных направлений морфологической специализации вегетативного тела повиликовых в целом.

Особи всех видов повилик являются модулярными организмами. Побеги (модули) способны образовывать контакт одновременно с большим числом особей растений хозяев, часто принадлежащих к различным систематическим группам. Этим повиликовые отличаются от многих других паразитических растений, устанавливающих контакт обычно с единственным хозяином через корневые системы.

Стеблевой контакт и четко выраженная модулярность позволяют повиликам значительно расширить во времени и в пространстве круг хозяев, дифференцированно получать питательные вещества, не перенапрягая ресурсы популяции основного хозяина, с которым паразит взаимодействует на протяжении всего своего жизненного цикла. С реализацией такой стратегии отношений паразит—хозяин связана бóльшая часть морфологических специализаций, возникающих в ходе эволюции у повиликовых (Жук, 1994, 1995).

Переход организмов к паразитическому образу жизни всегда сопровождается

морфофункциональной редукцией некоторых структур, обеспечивающих свободноживущее существование, и появлением новых — отражающих ход специализации к паразитизму.

Особый интерес представляет гаустория — орган, находящийся на стебле паразита и обеспечивающий его метаболические взаимодействия с хозяином. Начало детальному изучению этой наиболее интимной стороны жизнедеятельности повилик было положено исключительно интересными исследованиями L. Koch (1874, 1880) и G. J. Pierce (1893, 1894), касающимися вопросов формирования, роста и проникновения гаусторий в тело растения-хозяина. Из работ начала XX в., на наш взгляд, особого внимания заслуживают исследования D. Thoday, M. Gladys (1911), O. Gertz (1915, 1918) и J. Thompson (1925), которые в значительной мере углубили и уточнили взгляды G. J. Pierce на этот вопрос. В дальнейшем многие ученые (Еленев, 1952; Kuijt, 1969, 1977; Dörr, 1969, 1972, 1973; Kuijt, Toth, 1976; Tsivion, 1978a, b; Lee, Lee, 1989, и др.) посвятили целый ряд своих экспериментальных и теоретических работ изучению структуры и процессов развития гаустории. Однако и по сей день в этом сложном аспекте биологии паразитических растений остается много неясного.

Вследствие недостаточной изученности строения и формирования гаустории в онтогенезе паразита остается открытым вопрос и об их эволюционном происхождении. Pierce (1894 : 59) полагал, что «гаустории образуются, как и **типичные корни** (выделено мной — *А. Ж.*), глубоко в коре, прорываются сквозь внешние кортикальные и эпидермальные ткани, внедряются в хозяина и, прикрепляясь к проводящим пучкам, высасывают через трахеиды и ситовидные трубки различные, содержащиеся в них растворы». Большинство современных исследователей также традиционно полагают, что присоски возникли в эволюции путем специализации системы придаточных корней (Kuijt, Toth, 1976; Терехин, 1977; Бейлин, 1986, и др.).

Как известно, образование придаточного корня у растений различных систематических групп, за редкими исключениями, начинается эндогенно, и при этом всегда формируется собственная апикальная меристема, которая впоследствии образует клетки корня и корневого чехлика (Эзау, 1980). Таким образом, придаточные корни действительно активно проходят через слои кортикальных клеток и, прорвав эпидерму, выходят во внешнюю среду. Благодаря постоянной пролиферации клеток в меристеме они обладают по сути дела неограниченным ростом. Такой характер роста является неизменным для всех высших растений (Баранова, 1951; Воронин, 1964), несмотря на значительное варьирование в строении и заложении этих структур, вызванное эволюционной и экологической специализацией.

В литературе нам пришлось только однажды встретить упоминание о наличии меристематической активности клеток перицикла у повилик при формировании гаустории (Мещеряков, 1954). К сожалению, А. А. Мещеряков не указал конкретный вид, у которого он наблюдал это явление, и не привел фотографии или рисунка среза стебля паразита. Поэтому, основываясь на отсутствии описания подобных наблюдений в других литературных источниках и на данных собственных исследований, мы позволим себе усомниться в приведенных А. А. Мещеряковым (1954 : 7) сведениях о наличии меристематического центра в перицикле, из которого, как пишет автор, «образуются зачатки будущих присосок, которые, разрастаясь, прорывают наружные клетки коры и выходят на поверхность стебля».

Деление клеток коровой паренхимы стебля повилики на начальных стадиях развития гаустории отмечали G. J. Pierce (1893) у *Cuscuta americana* L. и J. Thompson (1925) у *C. reflexa* Roxb. Но в ходе этих делений лишь увеличивается количество клеток будущей гаустории, без образования апикальной меристемы, или меристемы эндофитного зачатка, которая могла бы функционировать при росте гаустории в тканях хозяина.

K. B. Lee и C. D. Lee (1989) в своем очень интересном исследовании по *Cuscuta australis* R. Br. обнаружили у указанного вида повилики наличие зачатка эндофитной системы гаустории, дифференцированного на 3 зоны — столбчатых клеток (file cells), сжатых (compressed cells) и пальчатых (digitate cells) клеток.

А. Кернер (1903), описывая биологию паразитических растений, не называл гаустории повилики корнями. Напротив, на приведенном им рисунке зоны контакта *Cuscuta europaea* L. с хозяином хорошо видно, что число слоев клеток изображенной там дефинитивной гаустории практически равно числу слоев клеток коровой паренхимы на противоположной стороне стебля паразита. Это, безусловно, свидетельствует о том, что процессы растяжения клеток преобладали над делением при формировании гаусторий у указанного вида. Л. К. Еленев (1952) также отмечал, что в онтогенезе повилики гаустории формируются в основном из клеток наружных слоев первичной коры стебля, которые начинают быстро расти растяжением в момент установления контакта с вегетативными органами хозяина, что, на наш взгляд, не может позволить усмотреть прямой гомологии с развитием типичного придаточного корня.

Цель данной работы — изучение некоторых этапов морфогенеза гаусторий повиликовых и выяснение возможных путей их происхождения.

Материалы и методика

У 5 видов повилик из 3 подродов были исследованы различные структуры нормальных и аберрантных гаусторий, а также анатомическое строение зоны контакта с некоторыми хозяевами.

Изученные образцы

C. bucharica Palib. (подрод *Monogyna*) — окрестности кишлака Вармоник Душанбинского р-на Таджикистана, 1990 г.

C. cesatiana Bertol. (подрод *Grammica*) — совхоз «Южные культуры», г. Сочи Краснодарского края России, 1989 г.

C. campestris Yuncker (подрод *Grammica*) — там же, тогда же.

C. europaea L. (подрод *Cuscuta*) — окрестности ж.-д. ст. «Университет» на берегу Финского залива (Ленинградская обл.), 1989—1993 гг.

C. colorans Maxim. (подрод *Monogyna*) — собран на Дальнем Востоке в заповеднике «Кедровая падь», 1992 г.

Сборы фиксировали в 70 %-ном этаноле. Дегидратацию и инфильтрацию парафином проводили по обычной цитологической методике (через этанол и ксилол). Срезы толщиной 7—20 мкм окрашивали сафранином, по Картису, с анилиновым синим в насыщенном 50 %-ном спиртовом растворе пикриновой кислоты. Препараты изучали и фотографировали на светооптическом микроскопе МБИ-15, рисунки выполняли на микроскопе МБИ-3 с помощью рисовального аппарата РА-7.

Для электронномикроскопических исследований использовали материал *C. europaea*, фиксированный в глутаральдегиде. Объекты последовательно обрабатывали в серии спиртов и в изоамиловом эфире уксусной кислоты для дегидратации, после чего высушивали леофильной сушкой при критической температуре и наклеивали на столики, на которые в вакууме напыляли ультратонкий слой золота. Изучение подготовленных объектов проводили на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) JSM-35.

Реакцию на обнаружение крахмала в клетках стебля и гаустории повилики изучали на срезах живых тканей с помощью реактива JKJ.

Результаты и их обсуждение

Наиболее интересные результаты получены при изучении с помощью СЭМ аберрантных гаусторий, нередко встречающихся в природе у большинства видов повилик.

Аберрантные гаустории формируются при недостаточно плотном соприкосновении органов вегетативного тела хозяина и стебля паразита на начальной стадии установления контакта между ними. При этом возникает группа выростов тканей стебля повилики, по своему генезису и топографии идентичных начальным стадиям роста нормальной гаустории, но развивающихся вне тела хозяина (рис. 1). Изучение подобных образований позволяет проследить целый ряд морфогенетических реакций,



Рис. 1. Аберрантные гаустории на стебле *Cuscuta europaea*.

индуцируемых только лишь организмом паразита, практически полностью исключив при этом влияние со стороны хозяина. Впервые на них обратил внимание L. Koch (1880). Именно он ввел термин «стерильная гаустория» («sterile Haustorien») (Koch, 1880 : 50) для описания названных выше структур. Однако нам кажется не вполне корректным дальнейшее использование этого термина применительно к гаусториям — сугубо вегетативным образованиям, так как он уже занят в области изучения генеративных структур. Поэтому мы предлагаем такие гаустории, имеющие явные отклонения в своем развитии от нормы, называть аберрантными. Кроме того, нельзя не отметить, что нередко в литературе (Еленев, 1952) называют «стерильными» обычно весьма слабо развитые гаустории повилики, проникающие в собственный организм при переплетении ее стеблей. Такое использование этого термина нам кажется также неудачным, так как недоразвитие гаусторий у повилики наблюдается не только в собственном организме, но и нередко при взаимодействии паразита с неспецифичными хозяевами. Мы предлагаем в качестве основного критерия «стерильности» («аберрантности» в нашем понимании) выделять среду развития гаустории, а не степень анатомической дифференциации и, следовательно, уровня реализации ею трофической функции.

На основании данных, полученных при изучении анатомического строения зоны контакта *Cuscuta europaea* с различными хозяевами, а также при рассмотрении структуры аберрантных и нормальных гаусторий еще у 5 видов повилик и в результате проведенных в природе наблюдений мы предлагаем, вслед за Еленевым (1952), процесс развития гаусторий и установления трофической связи повилик с хозяевами разделить на 4 стадии, впервые предложенные им для *C. lehmanniana* Bunge.

1. Стадия подготовки к проникновению.

Эта стадия начинается с закручивания стебля паразита вокруг стебля или черешка листа растения-хозяина.

К образованию гаусторий потенциально способны любые побеги повилики, находящиеся в вегетативной фазе (до цветения). Особое значение здесь имеют чисто механические факторы, обусловливающие жесткость соприкосновения обоих организмов. Нам неоднократно доводилось наблюдать в природе случаи, когда различные виды повилик обвивали структуры, тесный механический контакт с которыми в силу тех или иных причин был невозможен (сильно олиственные побеги своих хозяев, дерновины осок, рыхлые скопления собственных побегов и т. п.). Как правило, это приводило к формированию аберрантных или же недоразвитых гаусторий.

Еще Pierce (1894) в серии исключительно интересных экспериментов также показал важность механического взаимодействия паразита и хозяина. Он искусственно нарушал контакт между стеблями повилики и растением-хозяином на начальных этапах формирования завитка, что приводило к развитию аберрантных гаусторий. Кроме того, он обратил вни-



Рис. 2. *Cuscuta europaea* на стебле *Salix* sp.

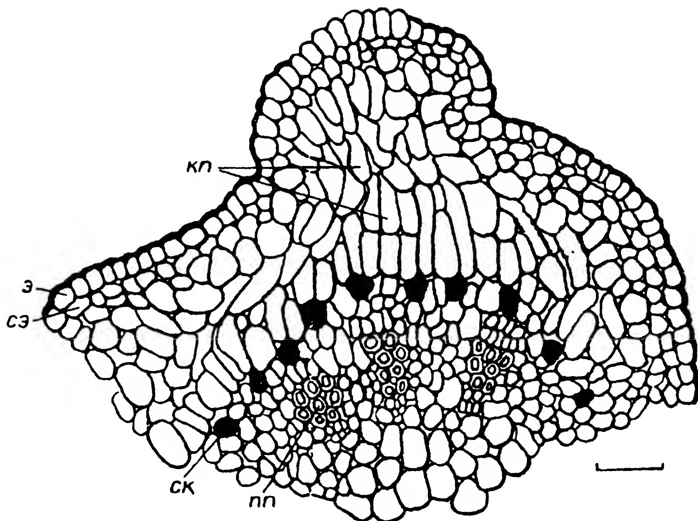


Рис. 3. Поперечный срез аберрантной гаустории *Cuscuta colorans*.

кп — клетки коровой паренхимы, трансформирующиеся в гausторию; *пп* — проводящий пучок; *ск* — секреторные клетки; *сэ* — субэпидерма; *э* — эпидерма. Масштабная линейка — 100 мкм.

мание на особое значение формы закручивания тела паразита вокруг органа хозяина. Нормальные гаустории могут развиваться только в случае образования плотных колец паразита, ориентированных под контролем геотропической реакции в плоскости, почти перпендикулярной оси стебля хозяина (рис. 2).

Приблизительно через 10—12 ч после установления плотного контакта между паразитом и хозяином происходят необратимые изменения покровных тканей обоих растений в зоне взаимодействия. В клетках эпидермы паразита, по-видимому, сильно возрастает тургорное давление, что приводит к увеличению их объема. Срединные пластинки и кутикула разрушаются, и клетки отходят друг от друга, приобретая сферическую форму (табл. I, *4а*). Рассматривая с помощью лупы аберрантные гаустории, находящиеся на этой стадии развития, можно заметить, что их покровная ткань имеет бахромчатый вид; кроме того, часто бывают заметны капли жидкости, выделяющиеся во внешнюю среду по межклетникам и через лишившиеся кутикулы клеточные стенки.

Эпидерма хозяина на стадии подготовки также подвергается значительной трансформации. Ее клетки, напротив, теряют тургор, вследствие чего их протопласты сжимаются. Это приводит в конечном счете к формированию межклетников, в которые будет проникать гаустория паразита.

Одновременно с преобразованием покровов повилики начинается рост растяжением обычно уже имеющихся 3—7 слоев клеток первичной коры ее стебля. Их линейные размеры в радиальном направлении в зрелой гаустории могут возрасти в несколько раз по сравнению с исходным состоянием в основном за счет образования крупной центральной вакуоли. Наиболее сильно растягиваются 1—2 наружных слоя клеток, которые на дальнейших этапах роста сохраняют свое апикальное положение, становясь лидирующими клетками гаустории. Особенно хорошо это видно при рассмотрении развития аберрантных гаусторий (рис. 3—5; табл. I, *2*, II, *1а*, *б*). Деление клеток стебля паразита в зоне образования гаустории происходит обычно на последующих (2, 3 и 4-й) стадиях роста, когда она уже внедрилась в хозяина. Таким образом, гаустория приобретает конечный рост, зависящий от числа слоев клеток коровой паренхимы стебля, участвующих в ее образовании.

На наш взгляд, именно на этом этапе развития гаустории наиболее контрастно проявляются ее отличия от типичной структуры придаточного корня.

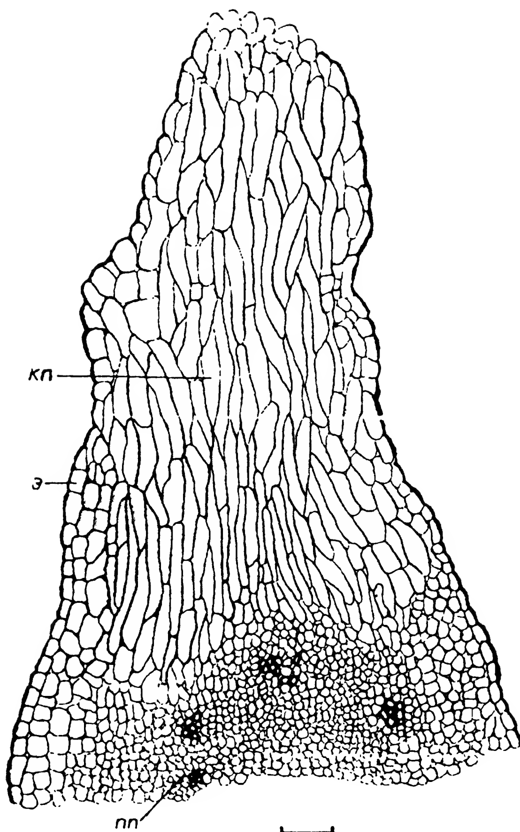


Рис. 4. Поперечный срез аберрантной гаустории *Cuscuta europaea*. Обозначения те же, что и на рис. 3. Масштабная линейка — 100 мкм.

Анатомическое строение стебля у многих видов повилик довольно сильно различается (Mirande, 1900; Цатурян, Залян, 1956; Меликян, Ханджян, 1968), что, естественно, накладывает отпечаток на характер формирования гаустории. Так, у *C. colorans* (*Monogyna*) трансформации в гаусторию подвергаются 6 слоев клеток коровой паренхимы, лежащие под 2 слоями более мелких субэпидермальных клеток, нередко дифференцирующихся в колленхиму (рис. 3). У *C. europaea* (*Cuscuta*) — 7—10 наружных слоев (рис. 4; табл. I, *2*). Более сложная картина наблюдается у представителей подрода *Grammica* — *C. cesatiana* и *C. campestris* (рис. 5). У этих видов клетки эпидермы и лежащий под ней 1 слой более крупных клеток коры с несколько утолщенными стенками (гиподерма) заметным изменениям не подвергаются. Рост гаустории идет за счет 2—3 слоев клеток коры, находящихся между гиподермой и кольцом слизевых ходов.

Если на поперечных срезах стебля у изученных нами видов повилик провести сопоставление числа слоев клеток, трансформирующихся в гаусторию, с числом слоев клеток коровой паренхимы, лежащих на противоположной стороне их стебля, то отличия будут незначительны: всего 2—3 слоя. У *C. colorans* и *C. europaea* происходит увеличение в сторону гаустории, а у *C. cesatiana* и *C. campestris*, напротив, в образовании гаустории принимают участие не все потенциально способные слои клеток коры. Поэтому мы и делаем вывод о том, что при формировании гаусторий процессы растяжения клеток преобладают над делением, и, следовательно, от числа клеток коровой паренхимы стебля повилики, подвергающихся трансформации, зависит число клеток эндофитной системы паразита в теле хозяина.

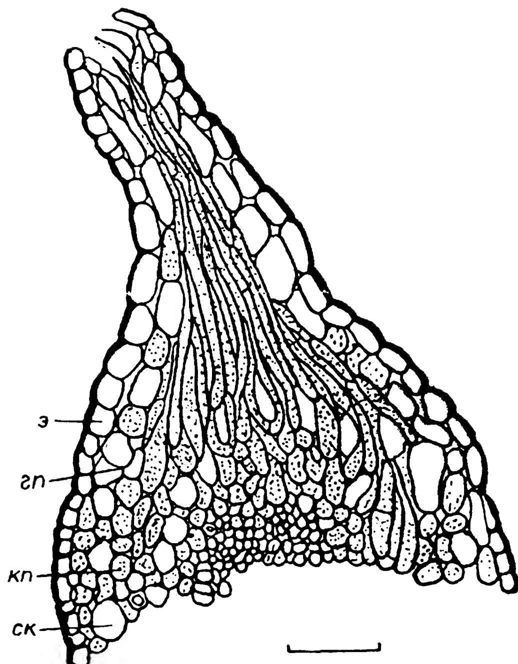


Рис. 5. Поперечный срез аберрантной гаустории *Cuscuta cesatiana*.
гп — гиподерма. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3. Масштабная линейка — 100 мкм.

Достаточно интенсивные деления клеток коровой паренхимы стебля повилики на начальных стадиях развития гаустории отмечали Pierce (1893) у *Cuscuta americana*, Thompson (1925) у *C. reflexa* Roxb., Lee и Lee (1989) у *Cuscuta australis*. Из приведенных этими авторами рисунков и описаний хорошо видно, что в ходе этих делений лишь увеличивается количество клеток базальной части будущей гаустории, необходимых в дальнейшем для формирования эндофитной системы и особенно установления трофической связи между паразитом и хозяином. Образования же апикальной меристемы, которая могла бы функционировать на последующих стадиях развития гаустории в тканях хозяина, все равно не происходит, и дальнейшие этапы ее роста сопоставимы с описанными нами для рассматриваемых в настоящей статье видов *Cuscuta*.

2. Стадия проникновения.

На этой стадии происходит внедрение гаустории паразита в ткани растения-хозяина. При этом клетки коровой паренхимы повилики, образующие гаусторию, еще больше растягиваются и прорывают собственные субэпидермальные слои или гиподерму (у видов, имеющих их), эпидерму, которые впоследствии частично облитерируются (табл. I, *4б*) или превращаются в наружный валик (*Monogyna*) (рис. 6).

В период проникновения в вегетативное тело хозяина гаустория является весьма компактным образованием. Совокупность ее клеток представляет собой сжатый с боков усеченный конус (табл. II, *2*), который наподобие клина раздвигает клетки эпидермы пораженного растения (табл. I, *1*). Разрушения или лизиса клеток покровных и других тканей, находящихся на пути гаустории, обычно не происходит. Исключение составляет небольшая группа клеток эпидермы на периферии зоны проникновения, которая под давлением массы внедряющихся клеток гаустории может оказаться втянутой внутрь тела хозяина и впоследствии облитерировать.

Выяснению механизма проникновения клеток паразита в чужой организм посвящено много экспериментальных и обзорных работ (Еленев, 1952; Kuijt, 1977; Tripodi,

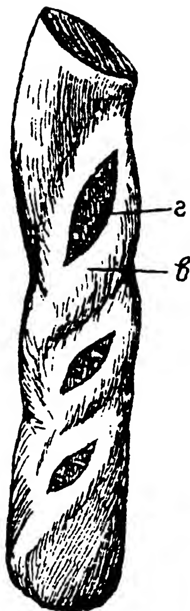


Рис. 6. Участок стебля *Cuscuta bucharica*.

в — валик; *г* — гаустория.

1970; Tsivion, 1978a; Gupta, Singh, 1983; Lee, Lee, 1989, и др.). Большинство авторов полагает, что вторжение гаустории повилики в тело хозяина обеспечивается сочетанием механического и ферментативного воздействия. Однако некоторые исследователи, на наш взгляд, придают чрезмерное значение физиологическим факторам взаимодействия паразита с хозяином на этой стадии развития гаустории. Так, например, Еленев (1952) считает, что проникновение обусловливается установлением осмотического взаимодействия между клетками обоих партнеров системы паразит—хозяин в зоне контакта. Этим же он объясняет показанную им в эксперименте невозможность проникновения гаусторий повилики Лемана через некоторые искусственные материалы (коллодий, бумага). Полученные нами данные по структуре аберрантных гаусторий, приведенные далее, а также хорошо известные примеры прохождения гаусторий многих видов повилик через слои мертвых клеток покровных тканей (пробки), имеющие у многих растений-хозяев значительную толщину, свидетельствуют, на наш взгляд, о потенциальной способности паразита обеспечивать проникновение и начальные этапы роста гаусторий автономно за счет собственных ресурсов.

Рост гаустории идет довольно быстро и затрагивает значительное число клеток. Механизмы протекания этих процессов изучены весьма слабо. Мы обратили внимание на наличие в клетках первичной коры стебля у *C. europaea* и всех других изученных нами видов повилик образований, активно преломляющих свет при рассмотрении их на светооптическом уровне. Реакция на крахмал, проведенная с помощью реактива JKJ в водной среде на срезах, сделанных с живого материала, дала положительные результаты. При изучении этих структур с помощью СЭМ на сколах вегетативных органов *C. europaea* выяснилось, что они имеют форму (табл. I, *3а*, *б*), свойственную крахмальным зернам многих растений из трубкоцветных (например, картофеля), и находятся по одному в пластиде.

Распределение зерен крахмала в клетках коровой паренхимы стебля паразита практически равномерно, но часто нарушается при формировании гаустории в зоне контакта с хозяином. На табл. I, *2* представлен скол стерильной гаустории *C. europaea*, при рассмотрении которого видно, что количество зерен крахмала в клетках гаустории сокращается по мере увеличения их объема вследствие роста растяжением. По нашему мнению, деполимеризация крахмала с образованием осмотически активных растворимых сахаров может быть одним из основных факторов, вызывающих увеличение тургорного давления в клетках гаустории, которое в свою очередь и приводит к реализации процессов подготовки и проникновения гаусторий паразита в организм хозяина. В дефинитивных нормально развитых гаусториях число крахмальных зерен может варьировать в широких пределах, вплоть до полного отсутствия. Возможно, что реакции полимеризации—деполимеризации сахаров играют определенную роль в регуляции поступления питательных веществ от хозяина к паразиту.

Интересно, что крахмал свойствен клеткам гаусторий и других паразитических растений. Мы наблюдали крахмальные зерна в клетках зоны контакта с хозяевами у *Melampyrum nemorosum* L., Э. С. Терехин (1988) отметил наличие крахмала в гаусториях заразиховых, H. C. Weber и M. Hildenbrand (1978) — в гаусториях *Consjera rheedii* Gmel. (*Opiliaceae*), J. Condon и J. Kuijt (1994) — у *Ileostylus micranthus* (*Loranthaceae*).

3. Стадия разрастания.

На этой стадии клетки гаустории устремляются в глубь пораженного органа хозяина, значительно увеличиваясь в длину за счет растяжения.

Из всей массы клеток гаустории здесь наиболее выделяются лидирующие, имеющие, как правило, наибольшее отношение длины к ширине, крупные ядра в апикальной области и часто напоминающие по форме гифы гриба (табл. II, *3*), а также клетки, занимающие в ней центральное положение, из которых впоследствии будут дифференцироваться элементы ксилемы. Они имеют ровные радиальные стенки, нередко периклинально делятся и постепенно приобретают прозенхимный характер.

В коровой паренхиме стебля повилики рядом с базальной частью растущей гаустории интенсифицируются деления клеток. Совершенно очевидно, что ни они сами, ни их производные уже не способны повлиять на характер развивающейся эндофитной системы в теле хозяина. Вероятно, этот клеточный материал используется в репаративных и интеграционных процессах в зоне контакта паразита с хозяином.

Пока остаются невыясненными механизмы, обеспечивающие направленный рост гаустории. Различные исследователи высказывают неодинаковые суждения по данному вопросу, выделяя в качестве главенствующих факторов градиенты каких-либо питательных веществ, воды, гормонов или геотропические реакции.

Мы не проводили специальных экспериментальных работ по этой теме, однако на основании имеющихся у нас некоторых данных можем предположить, что рост лидирующих клеток в организме хозяина осуществляется по градиенту концентрации воды, и совершенно согласны с мнением исследователей (Bhattcharyya, Datta, 1972), отрицающих роль геотропических реакций на этой стадии. Так, в частности, лидирующие клетки гаусторий демонстрируют удивительно четкую пространственную ориентацию по отношению к ксилеме в стебле хозяина с пучковым строением проводящей системы.

На последних этапах стадии разрастания и особенно на стадии созревания на первый план выходят факторы специфичности во взаимодействии с хозяевами. Дальнейший рост и установление контакта с проводящей системой хозяина определяются особенностями анатомического строения его органа, в который осуществляется проникновение, а, возможно, также биохимическими и физиологическими параметрами складывающейся системы паразит—хозяин.

4. Стадия созревания.

Четкую границу между стадиями разрастания и созревания провести невозможно. Развитие эндофитной системы в теле пораженного растения происходит довольно быстро (36—48 ч). Параллельно с последними этапами роста начинается дифференцировка проводящих элементов, устанавливающих впоследствии трофическую связь в системе паразит—хозяин.

Гаустория представляет собой орган ограниченного роста, поскольку не имеет собственной меристемы. Это накладывает определенный отпечаток на характер взаимоотношений повилик со своими хозяевами. Виды, для которых характерен широкий круг хозяев, способны внедряться в растения с самой разнообразной анатомической структурой. Однако высокодифференцированные контакты с проводящей системой отмечаются далеко не во всех случаях. Растущая гаустория довольно часто встречает на своем пути механические преграды в виде кольца склеренхимы перициклического происхождения, одревесневшей первичной флоэмы, склеренхимной обкладки пучков и прочих структур, препятствующих продвижению лидирующих клеток к проводящей системе хозяина. В этом случае гаустория прекращает рост и переходит к созреванию в тех тканях, до которых было возможно разрастание.

Особое значение имеет тип организации проводящей системы — кольцевой или пучковый. При кольцевом расположении проводящих тканей в стебле благодаря чисто механическим взаимодействиям с цилиндром лигнифицированной ксилемы формируется так называемая Т-образная структура гаустории (видимая в плоскости

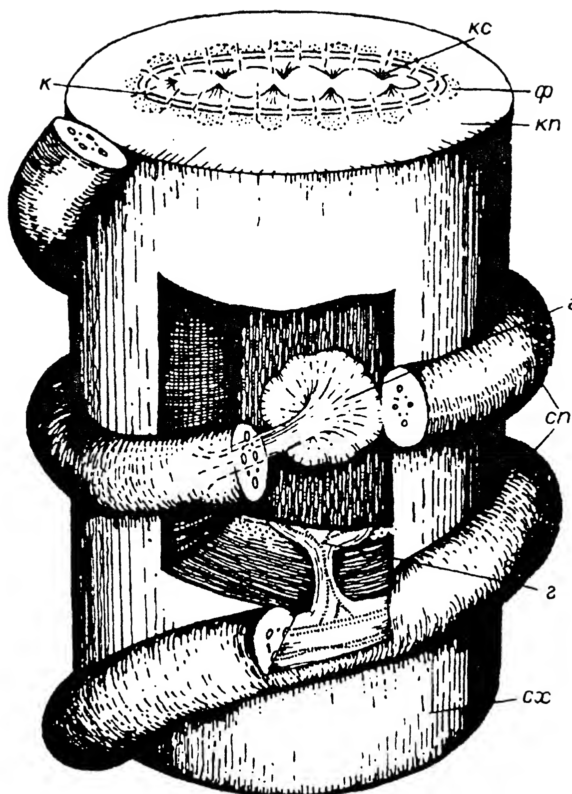


Рис. 7. Схема проникновения гаустории *Cuscuta europaea* в стебель специфичного хозяина.

г — гаустория; *к* — камбий; *кп* — коровая паренхима; *кс* — ксилема; *сп* — стебель паразита; *сх* — стебель хозяина; *ф* — флоэма.

на поперечном срезе), представляющая собой в объеме стержень с сильно расширенным на конце вогнутым диском (рис. 7). Это происходит благодаря тому, что лидирующие и следующие за ними клетки гаустории, столкнувшись с цилиндром ксилемы, меняют направление роста на 90° и плотно прижимаются к нему своими вытянутыми радиальными стенками. Однако учитывая, что клеточный материал ограничен, значительного разрастания гаустории в стороны не происходит.

В случае пучкового строения лидирующие клетки, не встретив на своем пути плотного цилиндра ксилемы хозяина, устремляются по сердцевинному лучу, прорывают сердцевину и нередко подходят даже к проводящим пучкам, расположенным на противоположной стороне стебля, принимая форму клина или веера.

Рост обоих описанных типов гаусторий быстро прекращается по мере расходования клеточного материала, и далее начинается дифференциация проводящих элементов.

Обычно полагают, что степень дифференциации ксилемы в гаустории зависит от контакта ее клеток с проводящей системой хозяина (Tsivion, 1978b) и стадии развития гаустории (Thompson, 1925). Действительно, сосуды ксилемы дифференцируются в аберрантных, или врастающих в собственное вегетативное тело гаусториях. Но нужно иметь в виду, что проводящие элементы ксилемы в гаустории образуют обязательный непрерывный контакт только с ксилемой собственного стебля. С этого начинается процесс дифференциации проводящей системы гаустории, который на рассматриваемом этапе протекает базипетально и независимо от хозяина (Tsivion, 1978b). Установление контакта трахеальных элементов гаустории с ксилемой хозяина

определяется уже многими факторами и может изменяться в зависимости от специфики складывающейся системы паразит—хозяин. Y. Tsivion (1978b) считает, что это происходит под воздействием цитокининов хозяина после того, как лидирующие клетки входят в соприкосновение с проводящими пучками пораженного органа. Для повиликовых, как и для большинства других растений-паразитов, доказано наличие в нормально развитой гаустории непрерывной связи ксилемы паразита и хозяина (Kuijt, Toth, 1976; Kuijt, 1977; Tsivion, 1978b). Однако, изучая зоны контактов *Cuscuta europaea* с различными видами растений, имеющими пучковое строение проводящей системы или механические преграды, мы неоднократно наблюдали наличие дифференцированных трахеальных элементов в гаустории без установления непосредственного контакта с сосудами хозяина (табл. II, *4*). На наш взгляд, это говорит о том, что у многих повиликовых в эволюции реализуется особая стратегия взаимоотношений, позволяющая даже в случае неспецифического контакта почти всегда получить какое-то количество воды и растворенных в ней минеральных веществ за счет большего по сравнению с клетками хозяина осмотического потенциала клеток гаустории, свойственного, по-видимому, всем паразитическим растениям (Лилиенштерн, 1934; Рахимов, 1967, и др.). Кроме того, подобный механизм кажется вполне разумным и при установлении непрерывного трахеального контакта, так как позволяет существенно интенсифицировать трофику повилики.

Органические вещества поступают в организм паразита по слабо специализированным клеткам гаустории, не имеющим ничего общего со структурой члеников ситовидных трубок цветковых растений (Kuijt, Toth, 1976). Контакт с флоэмой хозяина устанавливают лидирующие или ближние к ним клетки гаустории, после того как они установили контакт с ксилемой. При этом они образуют пальцеобразные выросты, обхватывающие ситовидные трубки хозяина (табл. II, *3*), и превращаются в «клетки контакта», структура которых хорошо изучена I. Dörr (1972, 1973). Площадь плазмалеммы таких клеток увеличивается, изменяется структура цитоплазмы, исчезают ядро и тонопласт, появляются специализированные белковые филаменты (Dörr, 1973). Направление дифференциации этих клеток очень напоминает таковое при образовании ситовидных элементов, однако на конечных его этапах всегда отсутствуют ситовидные пластинки и каллоза. Как полагает А. Л. Курсанов (1976), поступление сахаров в клетки контакта осуществляется пассивно, путем облегченной диффузии по градиенту концентрации транспортируемых соединений.

Нам никогда не приходилось наблюдать четкой специфической ориентации лидирующих клеток гаустории по отношению к флоэме хозяина. Поэтому в большинстве случаев установление контакта с его ситовидными элементами возможно, на наш взгляд, только после того, как клетки гаустории, реагируя на изменение водного потенциала, «находят» ксилему и уже затем входят в соприкосновение с находящимися рядом элементами флоэмы.

Перемещение из организма хозяина в организм паразита воды, минеральных и органических веществ осуществляется по градиенту их концентрации и, следовательно, является диффузионным процессом, который может быть описан уравнением Фика:

$$\frac{dQ}{dt} = -D \cdot A \cdot \frac{dC}{dx},$$

где dQ — количество вещества, диффундирующего в единицу времени (dt); A — площадь плоскости, перпендикулярной направлению диффузии; dC / dx — градиент концентрации координаты x, перпендикулярной площади A; D — коэффициент диффузии (по: Саламатова, 1983).

Из приведенного уравнения видно, что скорость поступления веществ от хозяина к паразиту прямо пропорциональна площади контакта клеток гаустории с проводящей системой пораженного растения и градиенту концентрации этих веществ. Гаустории Т-образной структуры, плотно обхватывая цилиндр проводящей системы хозяина, позволяют паразиту иметь максимально возможные значения по обоим рассматриваемым переменным.

Отсутствие кольцевого плана строения проводящей системы характерно для анатомии стеблей многих двудольных однолетников, для начальных этапов онтогенеза многолетних и однолетних растений, для организации стелы однодольных цветковых растений, строения черешков листьев большинства цветковых растений. Поэтому у многих видов повилик, в частности и у хорошо изученной нами *C. europaea*, всех хозяев можно подразделить на основных, с которыми паразит может установить оптимальный контакт между проводящими системами (правда, это условие необходимое, но не достаточное), и дополнительных, от которых повилики адсорбтивно, с низкой интенсивностью, получают только воду и минеральные вещества.

Доказательством определяющего значения анатомического строения хозяина и важности механических взаимодействий на последних этапах развития гаустории может служить, на наш взгляд, способность повилик образовывать в различных органах или на различных стадиях онтогенеза одного и того же растения-хозяина различные по структуре гаустории. Так, для *C. europaea* основным хозяином является вид *Urtica dioica* L. (Жук, 1993). Именно при поражении стебля этого вида гаустории формируют Т-образную структуру. Однако, если паразит внедряется в черешок листа крапивы, отличающийся от стебля пучковым строением, клетки гаустории почти всегда проходят клином между соседними проводящими пучками и вторгаются в паренхиму, не формируя Т-образной структуры.

Взрослая гаустория Т-образной структуры может неограниченно долго, вплоть до конца вегетации хозяина, обеспечивать трофику паразита. В области специфичных контактов наблюдаются наиболее интенсивное ветвление и цветение повилики.

После подробного рассмотрения развития гаустории у повиликовых становится очевидной неоднозначность интерпретации их происхождения. Гаустории *Cuscutaceae* не имеют своей апикальной меристемы, корневого чехлика, развиваются всегда из клеток наружных слоев коровой паренхимы и не связаны в образовании с перициклом, или, что должно быть более характерно для двудольных (Баранова, 1951), с клетками лубяной паренхимы. Кроме того, при их формировании процессы растяжения клеток преобладают над процессами деления, и, следовательно, число клеток коровой паренхимы стебля повилики, подвергающихся трансформации, определяет число клеток эндофитной системы паразита в теле хозяина. Гаустория имеет ограниченный рост. Всем этим гаустории повиликовых отличаются от придаточных корней, да и от всех гаусторий корневого происхождения других групп паразитических растений (не ясен пока вопрос о развитии гаусторий у *Cassytha* L.), обычно демонстрирующих типичный корневой рост на определенных стадиях своего развития.

Эти различия во многом могут быть объяснены специфической биологией повиликовых. В противоположность другим группам фитопаразитов, реализующих корневой контакт с хозяевами, у повилик функцию поиска и установления первичного контакта с поражаемым растением берет на себя стебель, а не корень. Вегетативные органы паразита и хозяина на стадии подготовки находятся в тесной близости. Поэтому гаустория и в этот момент не может взять на себя функции активного поиска. При проникновении в организм хозяина наличие апикальной меристемы и других признаков корневой организации затруднило бы установление контакта с его проводящей системой. Отсюда понятно, почему естественный отбор приводил к значительному видоизменению гаусториальных органов паразитов.

Более того, из наблюдений в природе и экспериментальных работ известно, что в тканях другого организма корень обычного свободноживущего растения в случае спонтанного или искусственно индуцированного паразитизма (Molliard, 1914, цит. по: Терехин, 1977) подвергается значительной трансформации и приобретает структуру, по всей видимости способствующую обеспечению оптимального поглощения питательных веществ.

Поэтому, учитывая полифункциональность тканей растительного организма, высокий уровень специализации онтогенеза повиликовых и пока еще точно не установ-

ленные родственные связи этой группы растений, чисто теоретически можно предположить, что их гаустория, пользуясь терминологией А. Л. Тахтаджяна (1954), представляет собой пример ранней девиации, в ходе которой исчезли все начальные стадии формирования типичного придаточного корня.

Однако приведенные рассуждения носят сугубо гипотетический характер и пока не имеют фактического подтверждения. Это позволяет нам высказать предположение, что гаустории повиликовых все же являются новообразованиями, возникающими у них в ходе специализации к паразитическому образу жизни, и не имеют корневого происхождения. Возможно, дальнейшие исследования этих структур у *Cuscutaceae* и особенно сходных с ними по тактике паразитизма видов рода *Cassytha* (*Lauraceae* Juss.) внесут дополнительную ясность в вопрос о гомологии гаусториальных органов этой группы паразитов.

Выражаю искреннюю признательность И. С. Антоновой за предоставленный материал по *Cuscuta colorans*; Н. А. Медведевой за помощь в подготовке материала и проведение работ с использованием СЭМ; Р. В. Камелину за проверку определения видов повилик; Р. В. Камелину и М. П. Баранову за ценные советы и критические замечания при подготовке рукописи. Я также благодарю А. Г. Богуша, Л. Е. Курбатову и Е. Е. Румянцеву за содействие, оказанное в подготовке рисунков к настоящей статье.

Исследование проводилось при финансовой поддержке Фонда Дж. Сороса и Академии естественных наук России.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова Е. А. Закономерности образования придаточных корней у растений // Тр. Гл. бот. сада АН СССР. М., 1951. Вып. 2. С. 168—193.

Бейлин И. Г. Паразитизм и эпифитотиология (на примере паразитов из высших растений). М., 1986. 352 с.

Воронин Н. С. Эволюция первичных структур в корнях растений // Уч. записки Калужского гос. пед. ин-та. Естественный факультет. Калуга, 1964. Вып. 13. С. 3—180.

Еленев Л. К. О проникновении и росте гаустории у повилики Лемана // Тр. Узбек. гос. ун-та. Самарканд, 1952. Вып. 48. С. 67—78.

Жук А. В. К экологии повилики европейской (*Cuscuta europaea* L.) // Материалы VI Совещания «Вид и его продуктивность в ареале». СПб., 1993. С. 307—309.

Жук А. В. Морфологическая специализация растений семейства повиликовых (*Cuscutaceae*) к паразитическому образу жизни // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. Межвузовский сб. науч. тр. Тез. докл. М., 1994. С. 23—26.

Жук А. В. Морфологическая специализация растений семейства повиликовых (*Cuscutaceae*) к паразитическому образу жизни // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. Межвузовский сб. науч. тр. М., 1995. С. 46—52.

Кернер А. Жизнь растений. СПб., 1903. Т. 1. 773 с.

Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М., 1976. 647 с.

Лилиенштерн М. Ф. К значению соотношения осмотического давления у растения-хозяина и повилики // Экспериментальная ботаника. 1934. Вып. 1. С. 40—47.

Меликян А. П., Ханджян Н. К. Анатомия стебля некоторых видов *Cuscuta* L. в связи с их систематикой // Биол. журн. Армении. 1968. Т. 21. № 7. С. 79—86.

Мещеряков А. А. Повилики — бич сельского хозяйства Туркменистана. Ашхабад, 1954. 36 с.

Рахимов У. Х. О транспирации и сосущей силе заразихи и растений-хозяев // Физиол. раст. 1967. Т. 14. Вып. 4. С. 745—747.

Саламатова Т. С. Физиология растительной клетки. Л., 1983. 232 с.

Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954. 214 с.

Терехин Э. С. Паразитизм цветковых растений: Эволюция онтогенеза и образ жизни. Л., 1977. 220 с.

Терехин Э. С. Репродуктивная биология сорных заразиховых. Л., 1988. 143 с.

Терехин Э. С., Котов В. А. Эмбриология *Cuscuta japonica* (*Cuscutaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 220—230.

Цатурян Т. Г., Залян Р. А. Особенности анатомического строения стебля кавказских повилик // Науч. тр. Ерев. гос. ун-та. 1956. Т. 54. Сер. биол. наук. Вып. 6.4.1. С. 79—94.

Эзау К. Анатомия семенных растений. М., 1980. Кн. 2. 559 с.

Bhattcharyya P., Datta P. C. Anatomy fo *Cuscuta reflexa* Roxb. for understanding relationships with hosts // Bull. Bot. Soc. Bengal. 1972. Vol. 26. N 1—2. P. 91—94.

Condon J., Kuijt J. Anatomy and ultrastructure of the primary endophyte of *Ileostylus micranthus* (*Loranthaceae*) // Int. J. Plant Sci. 1994. Vol. 155. N 3. P. 350—364.

Dörr I. Feinstruktur intrazellular wachsender *Cuscuta*—Hyphen // Protoplasma. 1969. Vol. 67. P. 123—137.

Dörr I. Der Anschluss der *Cuscuta*—Hyphen an die Siebrohren ihrer Wirtpflanzen // Protoplasma. 1972. Vol. 75. P. 167—184.

Dörr I. Translocation of nutrients between holoparasitic plants and their hosts. (A comparison of morphological aspects in three different objects: *Cuscuta*, *Orobanche*, *Xerocomus parasiticus*) // Proc. Res. Inst. Pomologie Sympos. Translocat. and Assimilat. 1973. N 3. P. 161—162.

Engelmann G. Systematic arrangement of the species of the genus *Cuscuta*, with critical remarks on old species and description of new ones // Transact. Acad. Sci. St.-Louis. 1859. Vol. 1. P. 453—526.

Gertz O. Über die Schutzmittel einiger Pflanzen gegen schmarotzende *Cuscuta* // Jahrb. Wiss. Bot. 1915. Bd 56. S. 123—154.

Gertz O. Über einige durch Schmarotzende *Cuscuta* hervorrufende Gewebeveränderungen bei Wirtspflanzen // Ber. Deutsch Bot. Ges. 1918. Bd 36. Hf 3. S. 62—72.

Gupta A., Singh M. Mechanism of parasitization by *Cuscuta reflexa*: RNase activity in the haustorial region of *Cuscuta* and infected host tissues // Physiol. Plant. 1983. Vol. 58. P. 523—526.

Koch L. Untersuchungen über die Entwickelung der Cuscuteen // Hansteim's Botanische Abbandlungen. 1874. Bd 2. Hf 3. S. 1—137.

Koch L. Die Klee und Flachs-seide. (*Cuscuta epithymum* und *C. epilinum*). Heidelberg, 1880. 192 s.

Kuijt J. The biology of parasitic flowering plants. Berkeley; Los Angeles, 1969. 246 p.

Kuijt J. Haustoria of phanerogamic parasites // Ann. Rew. Phytopathol. 1977. Vol. 15. P. 91—118.

Kuijt J., Toth R. Ultrastructure of angiosperm haustoria — a review // Ann. Bot. 1976. Vol. 40. P. 1121—1130.

Lee K. B., Lee C. D. The structure and development of the haustorium in *Cuscuta australis* // Can. J. Bot. 1989. Vol. 67. P. 2975—2982.

Mirande M. Recherches physiologiques et anatomiques sur les Cuscutacees. Thesa. Paris. 1900. 202 p.

Pierce G. J. On the structure of the haustoria of some phanerogamic parasites // Ann. Bot. 1893. Vol. 7. P. 291—328.

Pierce G. J. A contribution to the physiology of the genus *Cuscuta* // Ann. Bot. 1894. Vol. 8. P. 53—118.

Thoday D., Gladys M. On the histological relation between *Cuscuta* and its hosts // Ann. Bot. 1911. Vol. 25. P. 655—682.

Thompson J. Studies in irregular nutrition: the parasitism of *Cuscuta reflexa* Roxb. // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1925. Vol. 54. P. 343—356.

Tripodi G. Localization of tryptophan rich proteins and β-glycerophosphatase activity in *Cuscuta* haustoria cells // Protoplasma. 1970. Vol. 71. P. 191—196.

Tsivion Y. Physiological concepts of the association between parasitic angiosperms and their hosts — a review // Israel J. Bot. 1978a. Vol. 27. P. 103—121.

Tsivion Y. Host Tissue determination of xylem formation in the haustorium of *Cuscuta* // Israel J. Bot. 1978b. Vol. 27. P. 122—130.

Weber H. C., Hildenbrand M. Über die sogenannten Phloeotracheiden in den Kontaktorganen von *Consjera rheedii* Gmel. (*Opiliaceae*) und einigen anderen parasitischen Angiospermen // Ber. Deutsch Bot. Ges. 1978. Bd 91. S. 231—242.

Yuncker T. G. The genus *Cuscuta* // Memoirs of the Torrey Bot. Club. 1932. Vol. 18. N 2. P. 113—332.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 22 VI 1995

SUMMARY

Haustorial development at various stages was studied in three subgenera of the genus *Cuscuta* L. aiming at understanding the possible ways of evolutionary origin of *Cuscutaceae* haustoria. Contact zones between parasite and it's hosts (higher plants from different systematic groups) were examined on cross sections using light microscopy. The most interesting results were obtained with the help of scanning electron microscopy of «sterile haustoria» commonly found in many *Cuscuta* species. It has been traditionally thought that the haustoria originate in evolution by specialization of adventitious roots. However, detailed developmental studies of haustoria do not suggest simple interpretation of their origin. Haustoria in the *Cuscutaceae* never have apical meristem and root cap, and develop from cortical parenchyma cells without any involvement of the pericycle. In addition, during the formation of the haustoria, cell elongation predominates over cell division, and therefore the number of cells of the parasite endophytic system in the host is determined by the number of dodder cortical parenhyma cells undergoing transformation. Further, the haustoria have limited growth capacity. We consider haustoria in the *Cuscutaceae* as the evolutionary neoformation in the course of specialization to parasitism and they do not originate from roots. However, taking into consideration multifunctional role of the *Cuscutaceae* whose affinities are get to be defined, one may suggest that the haustorium is an example of the highest evolutionary specialization during which initial stages of formation of the typical adventitious roots were lost.

УДК 576.74 : 582.475.2 : 581.132

© В. Б. Скупченко, Н. В. Ладанова, В. В. Тужилкина

ФОРМИРОВАНИЕ ПОБЕГОВ И ИХ ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ В КРОНЕ *PICEA OBOVATA* (*PINACEAE*)

V. B. SKUPCHENKO, N. V. LADANOVA, V. V. TUZHILKINA. FORMATION OF THE SHOOTS AND THEIR FUNCTIONAL ORGANIZATION IN THE CROWN OF *PICEA OBOVATA* (*PINACEAE*)

Изучены морфогенез, рост и фотосинтез побегов в кроне *Picea obovata*. Выявлены следующие организационные уровни по степени убывания величины адаптационной реакции к условиям освещенности: 1) целого побега; 2) одного фитомера и 3) цитолого-биохимический. На 1-м уровне максимально проявляется светозависимая реакция изменения числа фитомеров, приводящая к наибольшей дифференциации роста и фотосинтеза побегов в кроне дерева. На 2-м — в масштабе фитомера, при том же недостатке света уровень дифференциации меньше почти на порядок, чем у целого побега. Показатели 3-го уровня, по сравнению с предыдущими, имеют минимальное проявление дифференциации в кроне дерева. Системы, регулирующие гистогенез зачатка побега в почке, а также рост его апикальных меристем, весной при критических низких величинах светового довольствия вступают в антагонизм, который приводит к наибольшему торможению роста апексов и позже — зачатков побегов новой генерации при сохранении развития листового аппарата и стебля материнского побега.

В кроне дерева существует неоднородность действия факторов внешней среды, что приводит к возникновению различий в прохождении морфогенеза побегов, их роста и изменению уровня функций. Данные процессы обусловливают появление широкого спектра фенотипической изменчивости побегов, интенсивности их образования, формирования габитуса кроны, варьирования площади ежегодно нарастающей фотосинтезирующей поверхности листьев, биопродуктивности и семеношения дерева.

К настоящему времени причины дифференциации побегов в кроне дерева у хвойных растений изучены недостаточно подробно. Дана классификация типов побегов в кроне ели европейской (Аникеева, Минина, 1959; Минина, 1960). Ряд работ посвящен формированию зачатков побегов в почках ели (Camefort, 1950, 1956; Скупченко, 1969, 1985; Owens, Molder, 1976, 1977; Owens et al., 1977; Pillai, Chacko, 1978). У ели европейской установлена корреляция между величиной побегов, размерами их почек и числом их кроющих чешуй (Серебряков, 1962). Изучалась изменчивость структуры почек ели (Kaniewski et al., 1971; Tompsett, 1978). Имеются подробные сведения о линейном приросте побегов ели в различных частях кроны (Смирнов, 1964; Скупченко, Ладанова, 1981, и др.). В единичных работах приводятся данные об анатомической структуре стебля побегов и листа в различных частях кроны ели (Скупченко, 1969; Kawecka, 1977; Сашина, 1978; Скупченко, Ладанова, 1984а), ультраструктуре хвои в зависимости от возраста и сезона года (Ходасевич, 1982; Ладанова, Тужилкина, 1992). Немногочисленны работы по изучению особенностей фотосинтеза теневых и световых листьев хвойных (Крамер, Козловский, 1983), суточных и сезонных изменений интенсивности фотосинтеза хвои в кроне сосны и ели и ее пигментного фонда (Тужилкина, 1984, 1985). Комплексные материалы по структурно-функциональным особенностям побегов хвойных, в частности ели, в зависимости от расположения в кроне, в литературе отсутствуют. В то же время эти сравнительные данные необходимы для выяснения факторов, управляющих ростом, формированием побеговой системы кроны дерева и биопродуктивностью.

Ранее нами (Скупченко, 1979а; Скупченко, Ладанова, 1984а, б) были приведены подробные морфометрические данные по изменчивости размеров гистологических элементов стеблей годичных побегов и хвои в кроне дерева, а также по онтогенезу хвои ели. Цель настоящего исследования — изучение особенностей морфогенеза побега новой генерации в зависимости от различных условий освещенности в кроне дерева и установление взаимосвязи этого процесса с развитием и ростом материнского побега предыдущей генерации, структурой и функцией его ассимиляционного аппарата.

Материал и методика

Исследования проводили в 1984 г. в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока на Чернамском лесобиологическом стационаре, в среднем течении р. Вычегда. В этом году 1—3-я декады мая, 3-и декады июня и июля, 1-я декада августа были теплыми — на 2—4 °С выше многолетней нормы; 2-я декада июня, 2—3-я декады августа — холодными. В 1983 г. 3-и декады мая, июня и августа были холодными; 1-я декада июня, 2—3-я декады июля, 1—2-я декады августа — умеренно теплыми; 2-я декада июня и 3-я декада июля — кратковременно жаркими.

Объектом исследования служило дерево *Picea obovata* Ledeb. в возрасте около 80 лет, произрастающее в сосново-еловом древостое черничного типа, полнота — 0.6. На дереве были подобраны побеги 7 типов, расположенные в кроне при различном уровне относительного светового довольствия. В каждый срок наблюдений для анализа брали по 3—4 образца побегов одного типа. Усредненные показатели обеспеченности светом побегов в соответствующей зоне кроны дерева (в процентах по отношению к ее верхней части, световое довольствие которой принято за 100 %) получили, измеряя освещенность при помощи люксметра Ю-16 в течение нескольких дней июня 1984 г. в солнечную и пасмурную погоду.

Интенсивность фотосинтеза хвои определяли радиометрическим методом (Вознесенский и др., 1965) с применением нейтральных светофильтров, пропускающих в камеру свет в соответствии с реальным уровнем светового довольствия каждого типа побега. Количество пигментов в хвое определяли спектрофотометрически (Лимарь, Сахарова, 1973).

Параллельно проводили фиксацию побегов для световой и электронной микроскопии. Гистохимические микропрепараты для световой микроскопии готовили из срезов, полученных на вибрационном микротоме В. Б. Скупченко (1979б). Под электронным микроскопом Tesla BS-613 с помощью масштабной системы тест-точек, нанесенной на экран микроскопа, провели количественный анализ ультраструктуры клеток мезофилла хвои (Скупченко, 1990). При помощи микроскопа Amplival с усовершенствованным нами окулярным микрометром МОВ-1-15^{x} выполнили морфометрический анализ абсолютных и парциальных размеров тканей и клеток хвои, стеблей и почек. Площадь контура любой конфигурации определяли под микроскопом методом линейного интегрирования поступательным перемещением вдоль него с любым заданным шагом линейки окулярного микрометра. Наибольшей точности таких измерений достигали применением «формулы прямоугольников» (Выгодский, 1963)

$$S = \int_a^b f(x)\,dx = \frac{b-a}{n} \cdot (Y_{1/2} + Y_{3/2} + \ldots + Y_{(2n-1)/2}),$$

где a и b — соответственно отсчеты начальной и конечной границ измеряемого контура; n — число прямоугольников, на которые разбивается измеряемая фигура; $\frac{b-a}{n}$ — ширина единичного прямоугольника (шаг сканирования); $Y_{1/2} + Y_{3/2} + \ldots + Y_{(2n-1)/2}$ — высота прямоугольников (длина линий сканирования), расположенных от начальной границы измеряемого контура на расстоянии, выраженном в долях ширины единичного прямоугольника.

Объем побега определен по формуле

$$V = (S_{ст} \cdot L_{ст}) + (S_{хв} \cdot l_{хв} \cdot n),$$

где $S_{ст}$ — площадь поперечного сечения стебля на середине его длины, $L_{ст}$ — длина стебля от основания до верхушки терминальной почки, $S_{хв}$ — средняя площадь поперечного сечения хвоинок на середине их длины, $l_{хв}$ — средняя длина хвоинок побега, n — число хвоинок побега. Измерение площади сечения тканей выполняли в поляризованном свете, при котором хорошо различаются их границы. Для расчета объема хлоропласта использовали формулу объема эллипсоида вращения дисковидной формы (Скупченко, 1990)

$$V = \frac{4}{3} \cdot \sqrt{\frac{S_{ц}^3 \cdot Э}{\pi}},$$

где $Э$ — отношение длины большой оси к длине малой оси, $S_{ц}$ — максимальное центральное сечение. Площадь максимального центрального сечения и эксцентриситет измеряли непосредственно под электронным микроскопом в процессе морфометрического анализа при помощи точечной тест-системы.

Взаимосвязь между изучаемыми количественными показателями оценивали на основании уравнения эмпирического коэффициента корреляции (Лакин, 1980)

$$r_{XY} = \frac{n \cdot \sum_{i=1}^{n} X_i Y_i - \left(\sum_{i=1}^{n} X_i \cdot \sum_{i=1}^{n} Y_i \right)}{\sqrt{n \cdot \Sigma X_i^2 - (\Sigma X_i)^2} \cdot \sqrt{n \cdot \Sigma Y_i^2 - (\Sigma Y_i)^2}},$$

где X_i и Y_i — парные значения сопряженных признаков X и Y, n — общее число парных наблюдений.

Результаты исследования и их обсуждение

Цикл развития побега новой генерации начинается ранней весной с процессов роста апекса в составе структур зачатка материнского побега последней генерации, расположенного в почке. Затем апекс формирует новую почку, а под ее покровами — зачатки хвои и принадлежащие им стеблевые структуры. Весной следующего года начинаются активный гистогенез и рост хвои и стебля, а также заложение и рост почек побега данной генерации (Скупченко, 1985).

Начальный рост апекса

В процессе начального роста терминального апекса из него не происходит вычленения латеральных структур. В продолжение этого этапа терминальный апекс, тупоконический с округлой верхушкой, остающийся после прошедшего вегетационного периода, приобретает форму, близкую к полуэллипсоиду (табл. I, *A1*, *Б1*). Латеральные апексы закладываются в пазухах некоторых примордиев хвоинок из остатков периферической меристемы, чаще всего в верхней части зачатка материнского побега. Они значительно отстают в росте от терминального апекса. Число возникающих латеральных апексов положительно взаимосвязано с числом фитомеров и длиной материнского побега. Терминальный апекс первым на материнском побеге приобретает способность к органогенезу. Таким образом, апикальное доминирование побегов детерминируется уже в период начального развития верхушечных меристем. Возможность проявления акротронности у зачатков побегов ели в почках отмечалась И. Г. Серебряковым (1962).

Начальный рост апексов происходит в основном путем деления клеток. Активность роста зависит от уровня обеспеченности меристем метаболитами, необходимыми для митоза (Мазия, 1963). Они поступают из зачатка материнского побега (табл. I, *Б2*, *Б3*), в котором после зимнего покоя начинаются активное деление клеток и формирование новых тканей. Этому предшествует накопление крахмала в сердцевине

стебля и в листовых примордиях зачатка побега (Скупченко, 1985), что характерно и для *Picea abies* (L) Karst. (Аникеева, Минина, 1959). В зачатке побега также возрастает содержание нуклеиновых кислот, в основном за счет форм РНК (Скупченко, 1970; Богомолова, 1981). Потенциальная интенсивность фотосинтеза однолетней зрелой хвои в данный период достаточно низкая — 2—4 мг $CO_2/г_{сух.\ массы} \cdot ч$ (Ладанова, Тужилкина, 1992). Корневая система также имеет слабый уровень жизнедеятельности ввиду низкой температуры почвы (Бобкова и др., 1981).

Формирование почки, дифференциация структур материнского побега

Этап начального роста апекса продолжается относительно недолго и завершается во 2-й декаде мая (1984 г.). К этому времени зачатки хвои материнского побега выросли по длине в 3.0—3.2 раза по отношению к ранневесеннему состоянию (табл. I, *А2*, *А3*, *Б3*). Началось деление клеток мезофилла. Длина стебля зачатка побега за этот период увеличилась в 1.5—1.7 раза, главным образом за счет деления и роста клеток основной паренхимы. В стебле в пучках центрального цилиндра дифференцировались первичные проводящие ткани — по 2—3 слоя в радиальном направлении трахеид ксилемы, 3—4 слоя ситовидных элементов флоэмы, между которыми располагаются 4—5 слоев клеток прокамбия. Из сердцевины исчезли обильные отложения крахмала, вероятно, использованные побегом для процессов активного гистогенеза и роста. В коре образовалась система смоляных ходов. В листовых зачатках на вентральной стороне прокамбия образовался один слой трахеид первичной ксилемы, а на дорсальной — 2—3 слоя ситовидных элементов первичной флоэмы.

В период освобождения молодого побега от покровов почки предыдущей генерации (конец мая 1984 г.) в его молодой терминальной почке насчитываются 2—3 слоя кроющих чешуй. Самый наружный из них образован последними слаборазвитыми листовыми примордиями, заложенными в прошедший вегетационный период. Ко времени раскрывания почек в хвое молодого побега дифференцировались все ткани, после чего заметного изменения числа клеток в растущих хвоинках не наблюдается (Скупченко, Ладанова, 1984б). В клетках мезофилла накопились крупные гранулы крахмала. Произошло увеличение количества пластид. В них продолжилось развитие тилакоидной системы. У *Picea abies* (Польша) заложение кроющих чешуй терминальных почек происходит также в мае (Kaniewski et al., 1971), у *P. sitchensis* (Bong.) Carr. (Канада) начинается в конце марта (Owens, Molder, 1976), а у *P. smithiana* (Vall.) Boiss. (Гималаи) — в середине апреля (Pillai, Chacko, 1978).

В процессе заложения примордиев чешуй почки *P. obovata* в основании апекса из периферической меристемы в зонах над прокамбиальными пучками образуются валики путем деления клеток. Число делений клеток в валиках ограничено, поэтому последующее быстрое развитие из них кроющих чешуй почки осуществляется в основном путем увеличения объема клеток. Внешние слои кроющих чешуй, возникшие первыми еще под покровами материнской почки, замыкаются сводом над апексом.

На этапе заложения почки апекс постепенно меняет свою конфигурацию и заметно увеличивается по ширине основания и в объеме. Его боковая поверхность приобретает в нижней части форму усеченного конуса, а верхушка — широкого сферического сегмента (табл. II, *1*). При этом продолжаются активный осевой рост стебля и увеличение объема его тканей у материнского побега (табл. II, *2*, *3*). Усиленное разрастание по ширине основания апекса побега на этапе формирования кроющих чешуй почки отмечено также у *Picea schrenkiana* Fisch. et C. A. Mey. (Скупченко, 1969), *P. glauca* (Moench.) Voss. (Owens et al., 1977), *P. smithiana* (Pillai, Chacko, 1978) и др.

Хвоя материнского побега *P. obovata* завершает рост в длину раньше (2-я половина июня 1984 г.), чем стебель. Этап формирования кроющих чешуй почки

ТАБЛИЦА 1

Морфологическая характеристика годичных побегов на ветвях различных порядков в кроне ели сибирской в конце периода активного продольного роста стебля (22 июня 1984 г.)

Тип побега	Место в кроне, в долях высоты	Ослабление радиации, %	Длина стебля, мм	Объем стебля, $мм^3$	Число пучков проводящего цилиндра стебля	Отношение площади сечения ксилемы к флоэме стебля	Высота апекса терминальной почки, мкм
1	0.8	100	71±3	777±42	23.0±0.9	1.57±0.07	260±14
2	0.8	100	49±2	345±21	13.5±0.8	2.19±0.10	243±14
3	0.5	46	25±1	189±6	11.3±0.6	1.04±0.05	208±13
4	0.5	46	44±2	146±8	14.3±0.7	1.20±0.04	171±9
5	0.5	30	14±1	12±1	5.3±0.3	1.15±0.05	101±3
6	0.1	27	28±1	65±4	10.3±0.4	1.23±0.04	179±9
7	0.1	16	20±1	13±1	8.0±0.3	1.08±0.03	80±4

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Тип побега	Диаметр основания апекса терминальной почки, мкм	Число хвоинок на побеге	Общий объем хвои побега, $мм^3$	Площадь поперечного сечения хвоинки, $мм^2$	Длина одной хвоинки, мм	Площадь сечения мезофилла хвоинки, $1 \cdot 10^{-3}$ $мм^2$	Число устьиц на 1 $мм^3$ мезофилла	Число устьиц на 1 мм длины хвоинки
1	691±38	210±9	2547±81	1.092±0.059	11.1±0.5	802±52	132±8	106±4
2	519±23	135±7	1702±89	1.131±0.043	11.2±0.5	830±28	132±7	109±4
3	349±22	62±3	784±27	1.082±0.064	11.7±0.6	840±25	177±12	149±9
4	384±20	102±6	1110±66	0.902±0.052	12.0±0.6	688±34	192±13	125±2
5	183±12	20±1	134±7	0.614±0.036	10.9±0.5	471±14	226±16	106±3
6	331±14	54±3	344±14	0.602±0.035	10.6±0.5	464±12	198±15	94±2
7	148±8	20±1	78±4	0.430±0.024	9.0±0.4	286±16	122±6	124±7

Примечание. Типы побегов (здесь и в табл. 2, 3): *1* — терминальные побеги ветвей, 2-й порядок ветвления; *2* — побеги с потенциально женскими почками, 3-й порядок; *3* — побеги с потенциально мужскими почками, 4-й порядок; *4* — терминальные побеги ветвей, 2-й порядок; *5* — угнетенные побеги с заторможенным апексом почки, «глухие», 5-й порядок; *6* — терминальные побеги ветвей, 2-й порядок; *7* — угнетенные побеги с заторможенным апексом почки, «глухие», 5-й порядок в глубине кроны.

продолжается вплоть до окончания осевого роста стебля материнского побега (начало июля 1984 г.). Кроющие чешуи закладываются в виде парастих, число которых пропорционально диаметру основания апекса.

Ко времени окончания интенсивного продольного роста стеблей побегов (22 июня 1984 г.) обнаружилась существенная дифференциация апексов терминальных почек по размерам в зависимости от местоположения в кроне дерева (табл. III, *А1—А3*; табл. 1). По мере увеличения светового довольствия побегов от 16 до 100 % высота апекса возрастает в пределах 80—260 мкм, а его диаметр — в интервале 148—691 мкм. Причем толщина периферической меристемы в основании апекса изменяется в пределах 4—8 слоев клеток. Наиболее изменчив в кроне дерева диаметр сердцевинной меристемы (5—20 клеток). Увеличение диаметра основания апекса происходит за счет удлинения периметра инициального кольца периферической меристемы, связанного с возрастанием количества спиралей боковых зачатков. Как известно, в почках *P. excelsa* это изменение носит ступенчатый характер, подчиняясь числовой последовательности в виде ряда Фибоначчи, согласно которой ниже апекса образуются 2, 3, 5; 3, 5, 8; 5, 8, 13 и т. д. парастих боковых зачатков с числом

симподиев соответственно — 5, 8, 13 и т. д. (Camefort, 1956). В кроне *P. obovata* диаметр основания апекса терминальной почки довольно тесно коррелирует с уровнем светового довольствия материнского побега (R = 0.92 ± 0.01), его общим фотосинтезом (R = 0.93 ± 0.01), с числом фитомеров (R = 0.98 ± 0.01), общим объемом его хвои (R = 0.98 ± 0.01) и стебля (R = 0.94 ± 0.01).

В период окончания интенсивного роста стебля материнских побегов (22 июня 1984 г.) наибольший объем в нем составляли паренхима коры с включениями (34—50 %) и паренхима листовых подушек (32—42 %). По мере уменьшения светового довольствия парциальный объем паренхимы коры снижался, а паренхимы листовых подушек возрастал. Проводящий цилиндр стебля к этому времени оставался сложенным из отдельных проводящих пучков, число которых (5—23) снижалось к основанию кроны, коррелируя положительно с уровнем ее светопропускания (R = 0.79 ± 0.04). Отношение суммарных площадей сечения ксилемы проводящего цилиндра стебля к флоэме сравнительно устойчиво снижается по мере уменьшения светового довольствия, положительно коррелируя с последним (R = 0.84 ± 0.03). У зрелых годичных побегов в конце вегетационного периода характер этого отношения в кроне дерева сохраняется (Скупченко, 1979а). Длина стебля положительно взаимосвязана со светопропусканием кроны (R = 0.87 ± 0.02) и с числом хвоинок (R = 0.99 ± 0.001).

С уровнем светового довольствия тесно коррелируют число хвоинок на побеге (R = 0.92 ± 0.01) и общий объем хвои (R = 0.95 ± 0.01), занимающий 89—93 % всего объема побега. Средняя длина хвоинок варьирует в относительно небольших пределах (9.04—12.06 мм), несколько сокращаясь от середины кроны кверху и заметно укорачиваясь в условиях затенения. Она тесно коррелирует в нижней половине кроны с уровнем освещенности (R = 0.96 ± 0.01). Подобная картина распределения хвоинок по длине обнаружена в кроне *Picea abies* (Kawecka, 1977). Аналогичным образом, но более значительно, у *P. obovata* изменяется площадь поперечного сечения хвоинки, которая имеет положительную корреляцию с уровнем светового довольствия: в целом по кроне R = 0.85 ± 0.02, а в нижней ее половине R = 0.96 ± 0.01.

Парциальный объем мезофилла в хвое варьирует в кроне в относительно небольшом интервале (73—77 %), несколько возрастая в условиях уменьшения светового довольствия. Объем мезофилла, приходящийся на 1 $см^2$ поверхности хвои, взаимосвязан положительно с ее световым довольствием (R = 0.76 ± 0.04) и отрицательно — с потенциальным фотосинтезом, приведенным к одному уровню освещенности (R = –0.68 ± 0.04).

Число устьиц, приходящееся на 1 мм длины хвоинки, уменьшается от середины кроны в направлении как вверх, так и к основанию кроны. В нижней половине кроны эта величина тесно коррелирует со светопропусканием (R = 0.95 ± 0.01).

В общем по кроне число устьиц, приходящееся на 1 $мм^3$ мезофилла, имеет высокую отрицательную корреляцию с уровнем светопропускания (R = –0.96 ± 0.01), а также с потенциальным фотосинтезом, приведенным к одному уровню освещенности (R = 0.81 ± 0.03).

Таким образом, по ряду признаков хвоя проявляет высокую положительную взаимосвязь с уровнем светового довольствия в нижней половине кроны, где ее изменения можно считать адаптационной реакцией к низкой освещенности. В верхней половине кроны проявляется тормозящее действие света на рост и функцию хвои.

Фотосинтез хвои растущего побега, фонд пигментов фотосинтеза, структура пластидного аппарата

В период окончания активного продольного роста стебля (22 июня 1984 г.) наибольшей потенциальной интенсивностью фотосинтеза, измеренной при уровнях освещенности, соответствующих реальным условиям развития побегов, обладает хвоя на периферии кроны в средней ее части по высоте (табл. 2). В верхней части кроны

ТАБЛИЦА 2

Ультраструктурная и биохимическая характеристика мезофилла хвои годичных побегов на ветвях различных порядков в кроне ели сибирской в конце периода активного продольного роста стебля (22 июня 1984 г.)

Тип побега	Освещенность, 10 люкс	Фотосинтез				Хлорофиллы а + б, мг/г сух. массы
		мг CO_2/г сух. массы · ч	одной хвоинки, $1 \cdot 10^{-5}$ мг CO_2 /ч	одного побега, мг CO_2 /ч	мг CO_2/г сух. массы · ч при 8000 люкс	
1	1790±99	3.30±0.28	1291±77	2.712±0.236	1.74±0.16	0.342±0.010
2	1790±99	4.08±0.16	1336±97	1.804±0.120	1.82±0.12	0.321±0.016
3	823±33	2.52±0.16	842±61	0.522±0.032	2.45±0.15	0.317±0.023
4	823±33	5.60±0.20	1553±87	1.584±0.099	5.44±0.34	0.396±0.024
5	537±22	2.73±0.25	815±80	0.163±0.012	4.07±0.25	0.520±0.026
6	483±21	1.82±0.08	172±13	0.093±0.008	3.01±0.19	0.460±0.021
7	324±12	2.06±0.16	190±14	0.038±0.002	5.75±0.52	0.545±0.017

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Тип побега	Отношение количества хлорофилла а к б	Каротиноиды, $1 \cdot 10^{-3}$ мг/г сыр. массы	Число тилакоидов гран на срезе пластиды	Объем крахмала в пластидах, %	Объем пластиды без крахмала, мкм^3	Число пластоглобул на срезе пластиды
1	2.70±0.17	137±3	68.7±4.2	19.8±1.5	32.6±1.8	18.6±1.4
2	3.12±0.16	119±10	69.9±3.7	12.6±0.9	31.3±1.7	28.4±2.0
3	2.14±0.15	124±3	68.8±4.4	16.0±1.0	19.1±1.1	19.2±1.3
4	2.57±0.19	136±11	83.9±4.3	18.9±1.2	27.8±1.4	14.8±1.1
5	2.27±0.11	149±13	85.5±5.5	21.8±1.1	19.9±1.2	14.7±1.2
6	2.38±0.17	142±12	82.4±5.2	27.2±1.3	17.3±0.8	12.1±0.9
7	2.14±0.16	159±5	—	37.2±2.0	21.0±1.5	16.0±1.0

при 100 % светопропускания интенсивность фотосинтеза хвои составляет около 70 % от максимального значения, на периферии в основании кроны при 27 % светопропускания фотосинтез хвои снижается до 33 % (Ладанова, Тужилкина, 1992). Подобное распределение интенсивности фотосинтеза хвои в кроне дерева обнаружено и у других видов хвойных (Крамер, Козловский, 1983). У ели сибирской с уровнем светового довольствия удельный потенциальный фотосинтез хвои в общем по кроне связан весьма слабо ($R = 0.55 \pm 0.07$), фотосинтез одной хвоинки — значительнее ($R = 0.72 \pm 0.04$), а фотосинтез всей хвои побега коррелирует наиболее тесно ($R = 0.91 \pm 0.01$).

Изреживание ветвей в глубине кроны происходит по причине прекращения формирования апексами зачатков новых годичных побегов и отмирания в результате старения хвои и стеблей. На уровне середины высоты дерева эти процессы обнаруживаются при уменьшении светопропускания до 30 % и интенсивности удельного потенциального фотосинтеза по отношению к максимальному в 2.1 раза, а в основании кроны — при 16 % светопропускания и снижения фотосинтеза в 2.7 раза.

Концентрация хлорофиллов а + б повышается по мере снижения светового довольствия хвои, проявляя с ним отрицательную корреляцию ($R = -0.79 \pm 0.04$). С потенциальным фотосинтезом, приведенным к одному уровню освещенности, сумма зеленых пигментов взаимосвязана положительно ($R = 0.73 \pm 0.04$). Концентрация хлорофилла б имеет более тесную отрицательную корреляцию с уровнем светового довольствия побегов ($R = -0.87 \pm 0.01$), чем хлорофилла а ($R = -0.73 \pm 0.04$). Отношение концентрации хлорофилла а к таковой хлорофилла б имеет положительную корреляцию со световым довольствием побегов ($R = 0.85 \pm 0.03$) и уменьшается к

основанию кроны и в глубь нее. Каротиноиды также обнаруживают некоторое повышение концентрации по мере уменьшения обеспеченности светом побегов (R = –0.69 ± 0.04). У *Picea excelsa* содержание зеленых и желтых пигментов в хвое также находится в обратной зависимости от ее освещенности (Новицкая, 1971).

В период окончания активного продольного роста стебля *P. excelsa* мембранная система пластид достигает наибольшего развития. Общее число гранальных тилакоидов на срезе пластиды несколько возрастает по мере уменьшения светового довольствия (R = –0.76 ± 0.04). Число гранальных тилакоидов на срезе пластиды тесно взаимосвязано с приведенным к одному уровню освещенности потенциальным фотосинтезом хвои (R = 0.84 ± 0.02). Большее насыщение мембранами гран пластид в затененной хвое, по-видимому, объясняется действием рассеянного синего света, которое по эффекту аналогично прямому солнечному освещению. Подобное явление наблюдалось также у других растений (Власова, 1975; Мокроносов, 1981).

По мере снижения светового довольствия побегов наблюдается увеличение парциального объема крахмала в пластидах (R = –0.70 ± 0.05). Вероятно, в условиях затенения заторможен отток ассимилятов из хвои.

Ухудшение светового режима побегов приводит к уменьшению числа пластоглобул на сечении пластиды (R = 0.76 ± 0.04), материал которых, по-видимому, более активно, чем у световой хвои, включается в состав мембран. Объем пластиды, за исключением крахмала, довольно тесно связан с уровнем светового довольствия побегов (R = 0.88 ± 0.01), а также с потенциальным фотосинтезом в реальных условиях освещения (R = 0.78 ± 0.04).

Изменчивость заложения структур охвоенного побега новой генерации в кроне дерева

После окончания продольного роста стебля материнского побега гистогенные процессы локализуются в зонах апикальных меристем, а также латеральных меристем — камбия и феллогена (31 июля 1984 г.). В этих условиях апикальные меристемы изменяют тип закладываемых структур, переходя к формированию зачатков фитомеров охвоенной части побегов новой генерации (табл. III, *Б1—Б3*). В комплекс структур зачатка фитомера входит полусферический листовой бугорок, в основании которого находятся прокамбиальный тяж и клетки периферической меристемы. Листовые зачатки формируются по тем же спиралям, что и последние слои примордиев кроющих чешуй почки. Они имеют слабый рост, в сравнении с примордиями кроющих чешуй почки, поскольку их клетки дольше сохраняют меристематичность и имеют небольшой темп деления. В основании зачатка побега в этот период начала формироваться диафрагма, отделяющая его сердцевинную меристему от сердцевины почки. Ее клетки образовали более утолщенные оболочки, чем в смежных тканях, обладающие повышенным двойным преломлением света. Возникновение диафрагмы в основании зачатков побегов у *Picea smithiana* происходит в августе (Pillai, Chacko, 1978).

В рассматриваемый период (31 июля 1984 г.) сохранение меристематичности клеток зачатка побега объясняется, вероятно, тем, что он наиболее тесно взаимосвязан прокамбиальными пучками с инициальной зоной камбия проводящего цилиндра почки. Процесс формирования апексом зачатков фитомеров новой генерации предопределяет число хвоинок и, в конечном итоге, возможности роста, фотосинтеза и других функций побега в следующий вегетационный период. Число закладываемых апексом терминальной почки листовых бугорков положительно взаимосвязано с числом хвоинок материнского побега (R = 0.92 ± 0.01), уровнем его светового довольствия (R = 0.84 ± 0.02), общим фотосинтезом побега (R = 0.87 ± 0.01) (табл. 3).

Дифференциация условий освещения слабо сказывается на числе ярусов листовых зачатков, которое заметно уменьшается лишь в основании и в глубине кроны. Эта величина тесно коррелирует с высотой боковой поверхности зачатка побега, на которой расположены листовые примордии (R = 0.98 ± 0.01). Последняя варьирует в

ТАБЛИЦА 3

Характеристика побегов различных порядков ветвления в кроне ели сибирской в период заложения структур зачатков побегов будущей генерации в почках (31 июля 1984 г.)

Тип побега	Число хвоинок на побеге	Освещенность, 10 люкс	Общий объем побега, мм³	Общий объем хвои побега, мм³	Диаметр основания стеблевой части зачатка побега, мкм	Высота боковой поверхности зачатка стебля с листовыми примордиями, мкм
1	197±11	2850±155	4608±146	3093±129	1261±49	358±17
2	129±5	2850±155	2443±143	1957±126	1034±55	441±20
3	72±4	1311±56	1343±80	1136±37	765±33	393±18
4	129±6	1311±56	1895±98	1509±80	869±47	406±21
5	20±1	855±38	98±5	77±3	324±15	168±8
6	41±2	769±36	390±12	356±13	365±23	375±15
7	22±1	456±21	116±4	101±4	—	—

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Тип побега	Число ярусов листовых примордиев	Общее число листовых примордиев	Объем листовых примордиев, %	Фотосинтез		Хлорофиллы а + б, $1 \cdot 10^{-3}$ мг/г сыр. массы	Каротиноиды $1 \cdot 10^{-3}$ мг/г сыр. массы
				мг CO_2/ г сух. массы · ч	одного побега, мг CO_2 /ч		
1	3.5±0.2	117±6	17±1	5.58±0.25	7.94±0.36	527±33	172±14
2	4.0±0.1	104±6	23±1	4.27±0.36	3.21±0.15	593±25	175±5
3	4.0±0.2	88±5	19±1	5.40±0.50	2.65±0.15	511±26	150±11
4	4.0±0.2	96±5	30±2	7.65±0.44	4.89±0.26	475±36	151±12
5	2.0±0.1	21±1	41±2	5.10±0.18	0.17±0.01	521±17	162±6
6	3.5±0.2	35±1	50±3	4.47±0.23	0.66±0.05	544±12	191±5
7	—	—	—	2.52±0.08	0.11±0.01	668±48	182±15

кроне дерева значительно слабее (C_v = 27 %), чем диаметр основания стеблевой части зачатка побега (C_v = 48 %).

В почках терминальных побегов ветвей в основании кроны объем листовых примордиев составляет около 50 % от общего объема зачатка побега, а в верхней части кроны — в пределах 17 %. Доля хвои в объеме зрелого материнского побега значительно больше (67—91 %), чем у зачатка, и она отрицательно коррелирует с уровнем светового довольствия (R = –0.72 ± 0.04).

Парциальный объем хвои на побеге имеет тенденцию снижения по отношению к периоду окончания осевого роста стебля (в среднем с 84.0 % до 81.3 %). Особенно (около 9.5 %) уменьшилась доля хвои у активно растущих побегов в верхней части кроны дерева за счет большего увеличения объема их стебля.

На этапе заложения структур побегов новой генерации (31 июля 1984 г.) не происходит существенных изменений фотосинтеза хвои материнских побегов в сравнении с окончанием периода заложения структур почки (22 июня 1984 г.). Остается высокой положительная корреляция суммарного фотосинтеза всей хвои побега с уровнем ее освещенности (R = 0.78 ± 0.04). К данному сроку обнаруживается заметное возрастание концентрации зеленых пигментов, а также каротиноидов (в среднем в 1.22 раза). Накопление зеленых и желтых пигментов в хвое во второй половине вегетационного периода характерно и для *Picea excelsa* (Новицкая, 1971).

Ультраструктурная организация мезофилла не претерпела заметных изменений. Ткани хвои приобрели признаки полного созревания.

Процесс заложения апексом зачатков фитомеров охвоенной части побега новой генерации продолжается до конца августа—начала сентября. Весной следующего года число фитомеров зачатков побегов в почках не возрастает, а происходит их соответствующее конкретным условиям дальнейшее развитие.

Выводы

1. Главный признак адаптации всей системы структур побега к снижению уровня освещения в кроне дерева — уменьшение числа фитомеров. Оно приводит к одновременному существенному падению величины функций и показателей в расчете на побег.
2. Количество фитомеров побега предопределяется в основном в процессе развития меристематического апекса на этапе формирования материнской почки (апрель—начало июля), когда детерминируется число листовых спиралей, связанных с ростом апекса по диаметру. На этапе заложения зачатков фитомеров будущего побега (начало июля—сентябрь) обусловливается количество ярусов листовых бугорков, которое варьирует в кроне дерева значительно слабее, чем диаметр основания апекса.
3. На уровне одного фитомера недостаток света приводит к меньшему почти на порядок, чем у целого побега, снижению величины функций и показателей. Наибольшее влияние на окончательные размеры фитомеров оказывают условия первой половины вегетационного периода, когда происходит формирование и рост тканей: у хвои эти процессы завершаются раньше (во 2-й половине июня), чем у стебля (в начале июля).
4. Адаптация потенциального фотосинтеза к условиям освещения детерминируется концентрацией зеленых и желтых пигментов, развитием мембранной системы пластид, количеством устьиц, приходящимся на единицу объема мезофилла, толщиной мезофилла. Морфометрические характеристики мезофилла и устьичного аппарата предопределяются в ранневесенний период, когда проходят процессы формирования тканей хвои и деление их клеток (апрель—май). Начало детерминации концентрации пигментов, степени развития мембранной системы пластид относится ко времени, когда клетки мезофилла переходят к созреванию в период выхода листовых зачатков из-под покровов почки (конец мая).
5. Светозависимую регуляцию морфогенеза годичного побега, вероятно, осуществляют различные системы. Действуя одновременно в зачатке побега, в весенний период при критически низких уровнях освещенности эти системы вступают в антагонизм, который приводит к торможению развития апикальной меристемы в пользу формирующегося листового аппарата.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аникеева И. Д., Минина Е. Г. О жизнедеятельности конуса нарастания у древесных пород в связи с сексуализацией побегов // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 7. С. 907—915.

Бобкова К. С., Галенко Э. П., Верхоланцева Л. А. Эдафические условия произрастания сосны и ели // Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов европейского Севера. Л., 1981. С. 38—46.

Богомолова В. Е. Нуклеиновый обмен образовательных тканей почек при формировании побегов и репродуктивных органов // Там же. 1981. С. 160—179.

Власова М. П. Действие света разной интенсивности и качества на организацию фотосинтетического аппарата: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975. 21 с.

Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., 1965. 311 с.

Выгодский М. Я. Справочник по высшей математике. М., 1963. 870 с.

Крамер П. Д., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. М., 1983. 462 с.

Ладанова Н. В., Тужилкина В. В. Структурная организация и фотосинтетическая активность хвои ели сибирской. Сыктывкар, 1992. 100 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1980. 293 с.

Лимарь Р. С., Сахарова О. В. Быстрый спектрофотометрический метод определения пигментов листьев // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л., 1973. Вып. 2. С. 260—267.

Мазия Д. Митоз и физиология клеточного деления. М., 1963. 427 с.

Минина Е. Г. Определение пола у древесных растений // Тр. ин-та леса АН СССР. 1960. Т. 47. С. 76—161.

Мокроносов А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М., 1981. 196 с.

Новицкая Ю. Е. Особенности физиолого-биохимических процессов в хвое и побегах ели в условиях Севера. Л., 1971. 116 с.

Сашина Г. С. Изменение эпидермы хвои ели Шренка по сторонам и ярусам кроны // Тр. Кирг. унив. сер. биол. наук. 1978. Вып. 15. Ч. 1. С. 100—105.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Скупченко В. Б. Органогенез конусов нарастания вегетативных почек ели Шренка // Лесная селекция, семеноводство и интродукция в Казахстане. Алма-Ата, 1969. С. 57—59.

Скупченко В. Б. Динамика нуклеиновых кислот и крахмала в меристеме вегетативных почек ели Шренка // Биология. География. Сборник статей аспирантов и соискателей. Алма-Ата, 1970. Вып. 6. С. 36—39.

Скупченко В. Б. Количественный анатомический анализ стеблевых структур годичных побегов ели сибирской // Экология роста и развития сосны и ели на Северо-Востоке европейской части СССР. Сыктывкар, 1979а. С. 24—45. (Тр. Коми фил. АН СССР. № 44).

Скупченко В. Б. Вибрационная микротомия мягких тканей. Сыктывкар, 1979б. 56 с. (Сер. препринт. сообщ. «Новые научные методики». Коми фил. АН СССР. Вып. 2).

*Скупченко В. Б.*Органогенез вегетативных и репродуктивных структур ели. Л., 1985. 80 с.

Скупченко В. Б. Морфометрия на экране электронного микроскопа // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1463—1467.

Скупченко В. Б., Ладанова Н. В. Дифференциация прироста побегов в кроне ели // Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов европейского Севера. Л., 1981. С. 103—108.

Скупченко В. Б., Ладанова Н. В. Структура однолетней хвои в кроне *Picea obovata* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 1984а. Т. 69. № 7. С. 899—904.

Скупченко В. Б., Ладанова Н. В. Развитие хвои *Picea obovata* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 1984б. Т. 69. № 2. С. 203—206.

Смирнов В. В. Сезонный рост главнейших древесных пород. М., 1964. 167 с.

Тужилкина В. В. Фотосинтетическая активность сосны и ели в условиях средней подзоны тайги Коми АССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1984. 19 с.

Тужилкина В. В. Состояние хлорофилл-белково-липидного комплекса хвои сосны обыкновенной и ели сибирской // Комплексные биоценологические исследования хвойных лесов европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 1985. С. 26—34. (Тр. Коми фил. АН СССР. № 73).

Ходасевич Э. В. Фотосинтетический аппарат хвойных. Минск, 1982. 199 с.

Camefort H. Structure du point végétatif de *Picea excelsa* // C. R. Acad. sci. 1950. Vol. 231. N 1. P. 65—66.

Camefort H. Étude de la structure du point végétatif et des variation phyllotaxique ches quelques gymnosperme. Paris, 1956. 185 p. (Théses Facultes l'Université de Paris).

Kaniewski K., Kucewicz O., Wazynska Z. Badania nad budowa anatomiczna i rozwojem lusek paczkow swierka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst.) // Rocz. Sekc. dendrol. PTB. 1971. N 25. S. 43—61.

Kawecka A. Roznice w budowie igiel swierka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst.) w roznych poziomach koroni // Rocnik Dendrol. 1977. Vol. 30. P. 67—73.

Owens J. N., Molder M. Bud development in sitka spruce. 2. Cone differentiation and early development // Canad. J. Bot. 1976. Vol. 54. N 8. P. 766—779.

Owens J. N., Molder M. Bud development in *Picea glauca*: 2. Cone differentiation and early development // Canad. J. Bot. 1977. Vol. 55. N 21. P. 2746—2760.

Owens J. N., Molder M., Langer H. Bud development in *Picea glauca*. 1. Annual growth cycle of vegetative buds and shoot elongation as they relate to date and temperature sums // Canad. J. Bot. 1977. Vol. 55. N 21. P. 2728—2745.

Pillai S. K., Chacko B. Growth periodicity and structure of the shoot apex of *Picea smithiana* (Vall.) Boiss.: An anatomical and histochemical study // Flora. 1978. Bd 167. H. 6. P. 515—524.

Tompsett P. B. Studies of growth and flowering in *Picea sitchensis* (Bong.) Carr.: initiation and development of male, female and vegetative buds // Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1978. Vol. 42. N 180. P. 889—900.

Санкт-Петербургская
лесотехническая академия
Институт биологии
Коми филиала УРО РАН
Сыктывкар

Получено 14 XII 1994

SUMMARY

Morphogenesis, growth and photosyntesis of the shoots in the crown of *Picea obovata* have been studied. The following levels of organization have been established by a decrease in the adaptation to the illumination conditions: 1) the whole shoot; 2) single phytomer, and 3) cells and their metabolism. At level 1 a relationship between illumination and phytomer number is the most apparent. This relationship results in the greatest differentiation of shoot by growth and photosynthesis in the crown of the tree. At level 2 the differentiation of phytomers by growth and photosynthesis are much less and it becomes minimal at the level 3. The systems responsible for the regulation of histogenesis in the shoot primordia within the bud as well as those responsible for their apical meristem become antagonistic to each other in spring under conditions of low illumination. This antagonism leads to the maximal inhibition of growth of the apices and latter of the shoot primordia. At the same time, the development of the leaves and stems of the maternal shoot proceeds normally.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.4 : 582.26

© С. И. Генкал

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗЫ ДВУХ ВИДОВ РОДА *STEPHANODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

S. I. GENCAL. COMPARATIVE MORPHOLOGICAL AND ECOLOGICAL ANALYSES OF THE TWO SPECIES OF THE GENUS *STEPHANODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

Проведены сравнительный морфологический и экологический анализы *Stephanodiscus binderanus* var. *binderanus*, *S. binderanus* var. *oestrupii* и *S. hantzschii*. Выявлено сходство двух последних таксонов.

Melosira oestrupii, впервые описанный A. Cleve-Euler (1910), ею же был позднее переведен в род *Stephanodiscus* (Cleve-Euler, 1951). При электронно-микроскопическом изучении внешней поверхности панциря *S. binderanus* var. *oestrupii* (A. Cl.) A. Cl. выявлены интересные морфологические особенности: ветвящиеся шипы и наличие в колонии сильно окремнелых створок (Stoermer et al., 1979). Те же особенности встречаются и у другого представителя рода *S. tenuis* Hust. (Stoermer et al., 1979), что вызывает определенные трудности при идентификации упомянутых таксонов. В связи с этим нам представляется интересным провести сравнительный морфологический и экологический анализы типовой разновидности *S. binderanus* (Kütz.) Krieger var. *binderanus*, *S. binderanus* var. *oestrupii* и близкого по морфологии вида *S. hantzschii* с целью выяснения систематического положения *S. binderanus* var. *oestrupii*.

Материал и методика

Материалом для настоящей работы послужили пробы фитопланктона, собранные на Рыбинском и Шекснинском водохранилищах, Дунае и Оби. Очистку панцирей водорослей от органического вещества проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). При приготовлении препаратов для трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) использовали нитроцеллюлозную пленку, укрепленную углем в напылительной установке JEM-4C. Подготовку препаратов для сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) проводили напылением золота в установке Eico-IB3. Препараты изучали в ТЭМ Н-300 и СЭМ JSM-23S. При количественном учете водорослей мы использовали разработанный нами метод (Genkal, 1989).

Результаты и их обсуждение

Изучение популяций *S. binderanus* var. *oestrupii* позволило нам уточнить степень изменчивости количественных признаков (табл. 1) и впервые показать строение и вариабельность некоторых структурных элементов панциря. Из исследованных признаков наименее изменчивым оказался диаметр створки, наиболее изменчивым — число ареол на конце штриха (табл. 1). Число штрихов в 10 мкм в наших выборках (8—12) варьировало значительно больше, чем указано в описании (11 в 10 мкм). На поверхности створки вырост с опорами отсутствует (табл. I, *2*, *5*), что характерно для *S. binderanus* var. *binderanus* и *S. hantzschii* (Козыренко и др., 1992). Краевые

ТАБЛИЦА 1

Статистические характеристики выборок представителей рода *Stephanodiscus*

Признак	Лимиты	M±n	σ	CV	n
S. binderanus var. *oestrupii* (Обская губа)					
1	9—12	10.97±0.20	0.76	7.2	15
2	8—12	10.40±0.34	1.35	13.0	15
3	5.3—9.5	7.53±0.33	1.28	16.9	15
4	27.2—40.0	35.13±0.88	3.40	9.7	15
5	2.5—4.0	3.02±0.09	0.38	12.7	15
6	3—4	3.46±0.13	0.51	14.9	15
S. binderanus var. *oestrupii* (Дунай)					
1	10—12	11.10±0.08	0.49	4.4	30
2	10—12	10.66±0.17	0.95	8.9	30
3	6.6—9.0	7.89±0.10	0.55	7.0	30
4	27.2—36.9	31.59±0.41	2.29	7.2	30
5	2.3—3.1	2.88±0.03	0.21	7.4	30
6	2—4	3.06±0.06	0.36	11.9	30
S. binderanus var. *binderanus* (Рыбинское водохранилище)					
1	8.7—15.1	11.42±0.28	1.57	13.7	30
2	10—16	12.16±0.25	1.41	11.6	30
3	7.7—11.0	9.31±0.16	0.90	9.6	30
4	22.2—30.9	25.27±0.37	1.99	7.8	28
5	не приводится				
6	1—3	2.00±0.04	0.25	12.9	30
S. hantzschii (Обская губа)					
1	10.4—22	16.07±0.75	4.24	26.4	32
2	6—10	8.43±0.25	1.43	17.0	32
3	4.6—7.5	6.11±0.14	0.84	13.0	32
4	17.6—40	29.36±0.87	4.92	16.7	32
5	2.1—3.1	2.70±0.06	0.31	11.5	24
6	2—5	3.84±0.14	0.80	21.0	32
S. hantzschii (Дунай)					
1	8.7—17.3	11.45±0.40	2.24	19.5	30
2	8—12	10.50±0.17	0.97	9.2	30
3	6.4—9.3	7.78±0.12	0.69	8.9	30
4	27.5—42.8	38.86±0.67	3.68	10.0	30
5	2.4—3.8	2.95±0.05	0.31	10.6	29
6	3—5	3.73±0.10	0.58	15.6	30

Примечание. Признаки: 1 — диаметр створки, мкм; 2 — число штрихов в 10 мкм (2 — подсчет проводили общепринятым способом (Anonymous, 1975)); 3 — то же; 4 — число ареол в 10 мкм; 5 — число выростов в 10 мкм (3—5 — при подсчете использовали методику, предложенную нами (Генкал, 1977, 1978)); 6 — число ареол на конце штриха.

ТАБЛИЦА 2

Диапазоны отношения высоты панциря к его диаметру у некоторых представителей рода *Stephanodiscus*

Источник	*S. binderanus*		*S. hantzschii*
	var. *binderanus*	var. *oestrupii*	
Литературные данные	0.80—1.40 (1.88*, 3.33**)	0.50—1.75***	0.50—1.14
Собственные данные	0.88—1.44	0.38—1.38	0.28—1.00

Примечание. Литературные данные получены из следующих работ: Huber-Pestalozzi, 1942; Cleve-Euler, 1951; Round, 1972; Stoermer et al., 1979; Krammer, Lange-Bertalot, 1991. Значения получены на основе рисунков: * fig. 73a (Cleve-Euler, 1951), ** fig. 8 (Round, 1972), *** fig. 73 (Cleve-Euler, 1951).

выросты, как и у названных таксонов, окружены 3 опорами (Round, 1972; Козыренко и др., 1992). Двугубый вырост расположен на загибе створки и ориентирован под небольшим углом к внутренней поверхности створки (табл. I, *6*). Разделительные створки встречаются как слабо (табл. I, *3*), так и сильно окремнелые (табл. I, *4*). Соединительные шипы по форме значительно варьируют от остроконечных до сильно ветвящихся (табл. I, *2*, *7*; II, *1*, *2*). В результате вычислений отношения высоты панциря к его диаметру, основанных на замерах этих элементов даже по небольшому числу негативов и фотографий, выяснилось, что у отдельных клеток данное отношение может изменяться в значительных пределах (табл. 2).

Одной из удивительных особенностей *S. binderanus* var. *oestrupii*, открытой E. Stoermer с соавт. (1979), является наличие в колонии так называемых разделительных, сильно окремнелых створок (табл. I, *4*). Аналогичные створки, схожие по общему абрису, отмечены у *S. tenuis* (Stoermer et al., 1979). Позднее последний был сведен в синонимику к *S. hantzschii*. Соотношение слабо и сильно окремнелых створок в популяциях этого таксона в течение весеннего развития варьирует от 1 : 1 до 1 : 15 (Генкал, Корнева, 1990). Панцирь с сильно и слабо окремнелыми створками встречается и у других представителей рода *Stephanodiscus*: *S. invisitatus* Hohn et Hellerman, *S. minutulus* (Kütz.) Cleve et Möller, *S. triporus* Genkal et Kuzmin (Генкал, Корнева, 1990). Вместе с тем функции разделительных створок могут выполнять и слабо окремнелые створки с соответствующей формой шипов (табл. I, *3*).

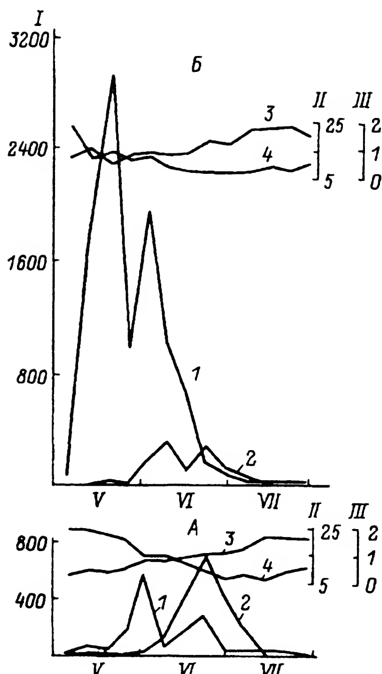
Другая необычная особенность *S. binderanus* var. *oestrupii* — сильно ветвящиеся шипы, проявляющие, по нашим данным, значительную степень изменчивости даже в одной колонии (табл. I, *1*). Причем здесь имеются шипы, характерные именно для данной разновидности, а также остроконечные и раздвоенные, присущие *S. hantzschii* (табл. II, *3*—*5*). Stoermer с соавт. (1979) приводят микрофотографии одиночных клеток *S. tenuis* с сильно ветвящимися шипами, типичными для *S. binderanus* var. *oestrupii*.

Клетки *S. binderanus* var. *oestrupii* отличаются от типовой разновидности меньшей высотой (табл. I, *1*) (Stoermer et al., 1979). По нашим и литературным данным, диапазоны отношения высоты панциря к его диаметру у рассматриваемых таксонов перекрываются, но по крайним значениям этого признака, особенно минимальным, *S. binderanus* var. *oestrupii* ближе к *S. hantzschii* (табл. 2).

Колонии *S. binderanus* var. *oestrupii* в среднем значительно короче, чем у типовой разновидности (Stoermer et al., 1979). *S. hantzschii* также встречается как в коротких колониях (табл. II, *3*—*5*), так и в длинных (Huber-Pestalozzi, 1942; Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968; Stoermer et al., 1979). *S. hantzschii* не единственный представитель рода *Stephanodiscus*, который встречается в виде одиночных клеток и колоний. Так, *S. invisitatus* также вегетирует в виде одиночных клеток с остроконечными шипами или в виде плотных нитей, в которых клетки соединяются с помощью лепестковидных шипов (Genkal, Kiss, 1991). При этом пик развития колониальной формы наступает позднее такового одиночной формы (Genkal, Kiss, 1991), что,

Рис. 1. Весенняя динамика численности водорослей (*1*, *2*), температура воды (*3*) и содержания кремния в воде (*4*) в Рыбинском водохранилище (1982 г.).

Станции: *А* — глубоководная (Коприно), *Б* — мелководная (канал у пос. Борок). Водоросли: *1* — *Stephanodiscus hantzschii*, *2* — *S. binderanus*. По осям абсцисс — календарные месяцы, по осям ординат: *I* — численность, 10^3 кл./л; *II* — температура, °С; *III* — содержание кремния, мг/л.



возможно, связано с более эффективным использованием питательных веществ клетками в колониях (Федоров и др., 1974) в период истощения запасов биогенных элементов к концу весенней вспышки развития водорослей. Такая же картина наблюдается и при анализе данных по *S. hantzschii* и *S. binderanus* (рис. 1). В последнем случае идентификация *S. binderanus* проводилась без выделения разновидностей.

Проблемы точного определения рассматриваемых таксонов, вероятно, имели место неоднократно. Так, Cleve-Euler (1951; fig. 73) уже в своем описании *S. binderanus* var. *oestrupii* приводит рисунки, из которых рис. 73а иллюстрирует типовую разновидность, а рис. 73с — *S. tenuis* (= *S. hantzschii*) (Stoermer et al., 1979). K. Kiss (1987; fig. 12) приводит микрофотографию колонии из 4 клеток *S. binderanus* (СЭМ). На наш взгляд, приведенная форма относится к *S. hantzschii*.

Створки *S. binderanus* var. *oestrupii* схожи по общему абрису с *S. hantzschii* (табл. I, *2*; II, *6*). Сравнительный анализ количественных признаков в изученных популяциях показал, что при совпадении диапазона изменчивости диаметра створки числа штрихов и ареол в 10 мкм, а также ареол на конце штрихов у *S. binderanus* var. *oestrupii* совпадает с таковыми у *S. hantzschii*, а не у *S. binderanus* var. *binderanus* (табл. 1). Результаты использования многомерной статистики также свидетельствуют о близости *S. binderanus* var. *oestrupii* и *S. hantzschii*. Так, метод главных компонент при использовании всего комплекса количественных признаков не позволил выделить указанные таксоны в виде четких совокупностей (рис. 2). По нашим данным, обобщенное расстояние Махаланобиса между изученными выборками *S. hantzschii* (19) варьировало от 0.07 до 44.1. Между дунайской и обской выборками *S. binderanus* var. *oestrupii* оно составляло всего 2.5, а между типовой формой и исследованными выборками var. *oestrupii* изменялось в пределах 51.5—87.5.

Литературные данные по распространению и экологии *S. binderanus* var. *oestrupii* немногочисленны. На территории бывшего СССР этот таксон отмечен в июле в Шекснинском водохранилище (Генкал, Корнева, 1985) и Дунае (Генкал, Иванов, 1990). По нашим данным, он вегетировал в Дунае в конце июня, в Обской губе — в начале августа. Этот таксон развивается в Laurentian Great Lakes (Северная Америка) вместе с *S. binderanus*, var. *binderanus*, *S. tenuis*, *S. subtilis* (Van Goor) A. Cl. и преимущественно в областях, подверженных евтрофикации и засолению (Stoermer et al., 1979). Слабая изученность *S. binderanus* var. *oestrupii* связана, вероятно, с тем, что, во-первых, само описание является очень кратким и включает в себя рисунки разных таксонов; во-вторых, для более точного определения *S. binderanus* var. *oestrupii* необходимо использование в гидробиологических и флористических исследованиях методов электронной микроскопии, а исследователи в основном ограничиваются световым микроскопом. Вероятнее всего, var. *oestrupii* не выделяли из круга форм *S. binderanus*. *S. binderanus* вместе с *S. hantzschii* относятся к широко распрост-

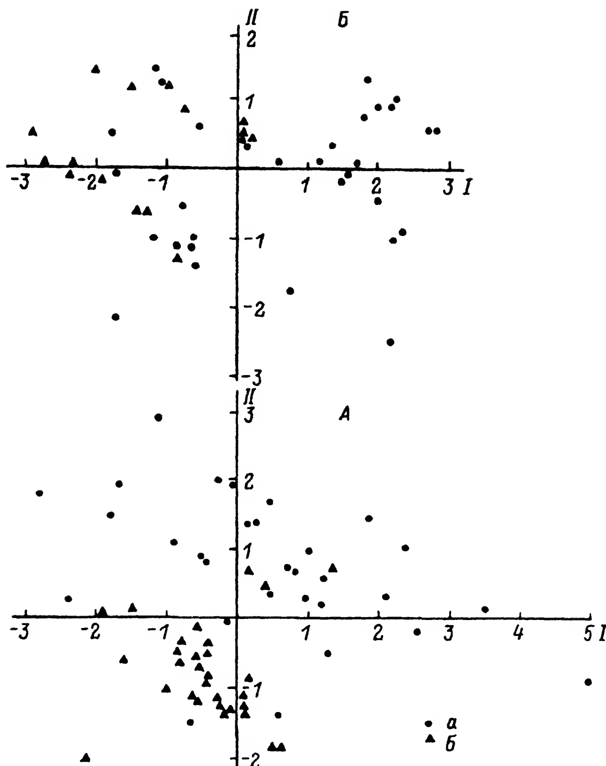


Рис. 2. Распределение изученных выборок в координатах первых двух главных компонент.
А — Дунай, *Б* — Обская губа; *а* — *Stephanodiscus hantzschii*, *б* — *S. binderanus* var. *oestrupii*.

раненным пресноводным и слабо солоноватоводным видам, обитающим преимущественно в евтрофных водоемах (Козыренко и др., 1992). Нередко они встречаются одновременно (Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968; Кузьмин, 1978; Stoermer et al., 1979; Корнева, 1988, и др.).

Вышеизложенное позволяет нам высказать гипотезу о конспецифичности *S. binderanus* var. *oestrupii* и *S. hantzschii*. Для подтверждения этого предположения необходимы дальнейшие исследования морфологии, экологии и распространения этих таксонов.

Выражаю признательность коллегам К. Т. Кишу, Л. Г. Корневой, Н. В. Майстровой, Л. А. Семеновой за предоставленные материалы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—91.

Генкал С. И. К методике подсчета некоторых таксономически значимых структурных элементов створки у диатомовых водорослей сем. *Thalassiosiraceae* Lebour emend Hasle (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 6. С. 848—851.

Генкал С. И. К методике подсчета ареол на створках представителей класса *Centrophyceae* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 3. С. 367—369.

Генкал С. И., Иванов А. И. Новые данные к флоре водорослей (*Bacillariophyta*) р. Дунай // Укр. бот. журн. 1990. Т. 47. С. 101—106.

Генкал С. И., Корнева Л. Г. О новом для флоры СССР представителе рода *Stephanodiscus* Ehr. (*Bacillariophyta*) // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1985. № 68. С. 10—12.

Генкал С. И., Корнева Л. Г. Морфология и систематика некоторых видов рода *Stephano-*

discus Ehr. // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990. С. 207—218.

Корнева Л. Г. Сравнительный анализ структуры и динамики фитопланктона главного и шекснинского плёсов Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л., 1988. С. 63—79.

Козыренко Т. Ф., Хурсевич Г. К., Логинова Л. П. и др. Stephanodiscus Ehr. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Л., 1992. Т. 2. Вып. 2. С. 7—20.

Кузьмин Г. В. Фитопланктон // Волга и ее жизнь. Л., 1978. С. 122—140.

Прошкина-Лавренко А. И., Макарова И. В. Водоросли планктона Каспийского моря. Л., 1968. 295 с.

Федоров В. Д., Траскин В. Ю., Дауда Т. А. О пищевой конкуренции у морского фитопланктона // Журн. общ. биол. 1974. Т. 35. № 4. С. 483—493.

Anonymous. Proposals for a standartization of diatom terminology and diagnoses // Nova Hedwigia. 1975. Vol. 53. P. 323—354.

Cleve-Euler A. Das Bacillariaceen-Plankton in Gewäsern bei Stockholm. 1. Vorläuige Mitteilung // Arch. Hydrobiol. 1910. H. 6. S. 209—212.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland. 1. Centricae // Bih. Kgl. Sven. vetenskaps-akad. handl. 1951. Teil 1. Bd 2. N 1. S. 1—162.

Genkal S. I. Quantitative estimation of diatom algae using the scanning and transmission electron microscopes // Diatom Research. 1989. Vol. 4. N 2. P. 249—254.

Genkal S. I., Kiss K. T. New morphological and taxonomical data for *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hellerman (*Bacillariophyta*) // Arch. Protistenkd. 1991. Bd 140. N 4. P. 289—301.

Huber-Pestalozzi G. Das Phytoplankton des Süsswassers. Systematik und Biologie // Thienemann's Binnengewässer. 11. Diatomeen. 1942. Bd 16. H. 2. S. 367—549.

Kiss K. T. Phytoplankton studies in the Szigetkös Section of the Danube during 1981—1982 // Arch. Hydrobiol. 1987. Suppl. 78. P. 247—273.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 3. Teil; *Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae* // Suβwasserflora von Mitteleuropa. 1991. Bd 2/3. S. 1—576.

Round F. E. Stephanodiscus binderanus (Kütz.) Krieger or *Melosira binderana* Kütz. (*Bacillariophyta, Centrales*) // Phycologia. 1972. Vol. 11. P. 109—117.

Stoermer E. F., Kingston J. C., Sicko-Goad L. The morphology and taxonomic relationships of *Stephanodiscus binderanus* var. *oestrupii* (A. Cl.) A. Cl. // Nova Hedwigia. 1979. Vol. 64. P. 65—78.

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН
пос. Борок, Ярославская обл.

Получено 15 VI 1995

SUMMARY

Comparative morphological and ecological analyses of *Stephanodiscus binderanus* var. *binderanus*, *S. binderanus* var. *oestrupii* and *S. hantzschii* have been conducted. Similarity of the two latter taxa is found.

УДК 581.526.325.2 : 582.26

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 5

© Г. И. Поповская, Е. А. Зилов, Д. И. Стом, О. А. Бархатова

AULACOSIRA BAICALENSIS И *NITZSCHIA ACICULARIS* (*BACILLARIOPHYTA*) В ПЛАНКТОНЕ ОЗЕРА БАЙКАЛ

G. I. POPOVSKAYA, E. A. SILOW, D. J. STOM, O. A. BARKHATOVA. *AULACOSIRA BAICALENSIS* AND *NITZSCHIA ACICULARIS* (*BACILLARIOPHYTA*) IN THE LAKE BAIKAL PLANKTON

Изучена многолетняя динамика фитопланктона оз. Байкал, выявлены периодичность развития и количественные показатели *Aulacosira baicalensis* и *Nitzschia acicularis*. Отмечено внедрение в планктон южного Байкала и массовое развитие *N. acicularis*. Рассмотрены возможные причины, вызывавшие перестройку фитоценоза озера.

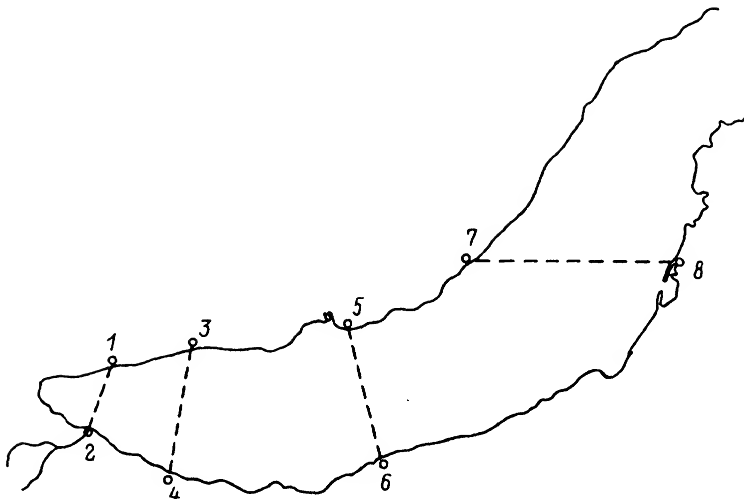


Рис. 1. Расположение постов и профилей отбора планктонных проб южной части оз. Байкал.

Посты: *1* — Шарыжалгай, *2* — Безымянная, *3* — Маритуй, *4* — Солзан, *5* — Лиственичное, *6* — Танхой, *7* — Голоустное, *8* — Посольск.

Aulacosira baicalensis (K. Meyer) Sim. (*Melosira baicalensis* (K. Meyer) Wisl.) — один из основных компонентов фитопланктона оз. Байкал. Этому виду принадлежит определяющая роль в создании первичного органического вещества. Резко выраженные межгодовые изменения биомассы фитопланктона в Байкале (Антипова, Кожов, 1953; Кожова, 1961; Антипова, 1963; Поповская, 1967, 1977, 1979, 1991) во многом обусловлены неравномерностью развития *A. baicalensis* (Скабичевский, 1929; Вотинцев и др., 1975). Максимум численности и биомассы наблюдается подо льдом (март—апрель) и сразу после вскрытия озера ото льда (май—июнь). При низких температурах воды наблюдаются низкий темп деления и низкие (не более 0.2 П/Б) коэффициенты. В другие периоды *A. baicalensis* выпадает из слоя фотосинтеза и распределяется в глубинных водах Байкала. В некоторые годы отмечается небольшой подъем численности вида (Скабичевский, 1929; Вотинцев и др., 1975) осенью. В результате многолетних наблюдений над планктоном Байкала по расширенной сетке станций (рис. 1) выяснилось, что в 1970—1980 гг. периодичность развития и количественные показатели *A. baicalensis* существенно изменились по сравнению с 1950—1960 гг. Эта водоросль широко распространена по акватории Байкала, но максимальные концентрации ее приурочены к южному и среднему Байкалу. На севере озера высокая численность и биомасса *A. baicalensis* встречаются редко. Наиболее длинный ряд наблюдений над фитопланктоном Байкала имеется по южному Байкалу.

В 1950—1961 гг. (Антипова, Кожов, 1953; Антипова, 1963) в открытых водах южного Байкала доминировали преимущественно *A. baicalensis* и *Cyclotella baicalensis* Skv. В этом временно́м промежутке были выделены так называемые мелозирные и циклотеллевые годы. Численность других видов водорослей в 1950—1960 гг. была чрезвычайно мала. По уровню развития весной *Aulacosira baicalensis* мы выделили высокопродуктивные годы (с биомассой > 1 г/м^3 в слое 0—25 м глубины), среднепродуктивные (> 0.5 г/м^3) и малопродуктивные (< 0.5 г/м^3) (Поповская, 1977). С 1950 по 1968 г. высокая биомасса этого вида отмечалась в 1950, 1953, 1957, 1960, 1961, 1964 и 1968 гг., т. е. через 2—3 года, редко в 2 смежных года (Антипова, 1963; Поповская, 1977). С 1969 по 1990 г. высокоурожайными по аулакозире были только 3 года — 1974, 1982, 1990 гг., т. е. промежутки между аулакозирными годами увеличились с 2—3 до 5—7 лет, а количественное развитие вида несколько уменьшилось. Так, если в среднем для Южной котловины Байкала биомасса аулакозиры

ТАБЛИЦА 1

Пространственное распределение численности *Nitzschia acicularis* в южном Байкале в мае 1984 г. в слое 0—25 м

Профиль	Участок профиля		
	начало	середина	конец
	численность, тыс. кл/л		
Шарыжалгай—Безымянная	469	1511	1279
Маритуй—Солзан	1642	2087	180
Лиственичное—Танхой	1490	2161	412
Голоустное—Посольск	227	1320	190

прежде составляла 2.4 г/м³ в слое 0—25 м, то в 1974, 1982 и 1990 гг. она определялась в 1.3—1.5 г/м³. Следует также отметить, что биомасса *A. baicalensis* во всем столбе воды (1400 м) достигает больших величин и составляет в мае—июне в высокоурожайные годы 200—400 г/м² под квадратным метром. *A. baicalensis* присутствует в водах Байкала каждый год, только уровень развития этого вида в продуцирующем слое значительно варьирует (1—460 мг/м³, или 5—50 г/м²).

В 70—80-х годах в планктонных фитоценозах пелагиали оз. Байкал произошли существенные изменения, выразившиеся в резком увеличении численности *Synedra acus* var. *radians* Kütz, *Aulacosira islandica* subsp. *helvetica* (O. Müll.) Sim. (*Melosira islandica* subsp. *helvetica* O. Müll.) (Поповская, 1979, 1991; Загоренко, Каплина, 1981). Особенно примечательным было внедрение в планктон южного Байкала вида *Nitzschia acicularis* W. Sm., широко распространенного в водоемах различного типа, и его массовое развитие. Эта водоросль в прежние годы в пелагиали озера не отмечалась или регистрировалась единично. Н. Л. Антипова (1963) не приводит *N. acicularis* в числе характерных для открытой части Байкала видов. О. М. Кожова (1959) указывала очень незначительное количество *N. acicularis* только для летнего планктона. По нашим данным, этот вид в 60-е годы в пелагиали озера встречался в очень малых концентрациях. Впервые в большом количестве он был зарегистрирован нами в 1969 г., когда его численность весной превышала 1 млн кл/л. Вначале промежутки между урожайными по ницшии годами составляли 7 лет, затем сократились до 2—3 лет. Массовое развитие этого вида наблюдалось в южном Байкале в 1969, 1977, 1980, 1984 и 1987 гг. Для *N. acicularis* свойственна большая неоднородность в распределении по акватории озера (пэтчинговый эффект), в связи с этим нельзя проводить исследования в 1—2 точках озера и выводы распространять на весь Байкал. При исследованиях, проводимых в одной точке или в каком-либо локальном районе, могут быть пропущены характерные особенности, свойственные котловине озера в целом. Например, если бы мы весной 1984 г. провели исследования распределения *N. acicularis* только в районе Солзана, Танхоя или Шарыжалгая, хотя бы на 10 и более станциях, то не смогли бы отметить высокие концентрации этого вида в южном Байкале (табл. 1; рис. 1).

В 1987 г. *N. acicularis* был распространен по всей акватории южного Байкала. В самой южной оконечности озера на профилях Шарыжалгай—Безымянная и Половинка—Мурино концентрации этого вида составляли 0.3—1 млн кл/л. В остальных районах Южной котловины Байкала численность вида была значительно выше — 1—1.5 млн кл/л. Максимальное количество *N. acicularis* зарегистрировано в 3 км от Голоустного — 10 млн кл/л. В 80-е годы *N. acicularis* становится неотъемлемой частью планктона Байкала и в летние месяцы, однако концентрации вида не достигают таких величин, как весной.

Естественно встает вопрос — какие же причины вызвали перестройку фитоценозов озера, в частности массовое развитие *N. acicularis* в водах Байкала. Объяснить происшедшие изменения только естественным ходом межгодовой изменчивости вряд

ТАБЛИЦА 2

Коэффициенты корреляции численности водорослей и гидрохимических показателей в мае для Южной котловины оз. Байкал (1964—1969 гг.)

Водоросли	Нитраты	Фосфаты	Кремний	Органика
Aulacosira baicalensis	−0.0179	−0.0179	0.3173	0.2832
Nitzschia acicularis	−0.8528	−0.8600	−0.9186	−0.9567

ли представляется возможным. Что же способствовало массовому появлению водоросли в водоеме? Казалось бы, химический состав и количество биогенных элементов, а также содержание органического вещества в воде озера не претерпели катастрофических изменений в последние 20 лет по сравнению с 50-ми годами, а остались примерно на том же уровне. Однако не следует забывать, что именно планктонные водоросли могут утилизировать избыточное количество химических компонентов, уровень содержания которых в воде в результате остается неизменным. Таким образом, массовое развитие не свойственных ранее для Байкала видов водорослей может служить одним из косвенных показателей повышенного содержания в воде химических компонентов. При проведенном нами анализе корреляции численности *Aulacosira baicalensis* и *Nitzschia acicularis* с гидрохимическими показателями весной 1964—1969 гг., по данным К. К. Вотинцева с соавт. (1975), выявлены высокие значения коэффициентов корреляции только для *N. acicularis* (табл. 2).

Нами было проведено преобразование данных наблюдений с помощью полинома 3-го порядка. В результате проявилась тенденция к уменьшению биомассы *Aulacosira baicalensis*, рост биомассы *Nitzschia acicularis*.

Здесь же следует сказать также о том, что в 70—80-е годы произошло резкое увеличение численности фитопланктона в крупнейшем притоке Байкала — реке Селенге (Поповская, 1974; Поповская, Кузьмина, 1988). При этом в 70-е годы основным компонентом селенгинских вод был вид *N. acicularis*. При сравнении этого вида из р. Селенги и пелагиали оз. Байкал с помощью электронной микроскопии (Михайлов, Поповская, 1986) выявлена идентичность их популяций. Не исключено, что резкое увеличение количества *N. acicularis* в р. Селенге в 70-е годы повлияло также на увеличение численности этого вида в пелагиали южного Байкала.

Можно также отметить, что в наших экспериментах с мезокосмами эта водоросль переносила условия изолированных объемов значительно лучше других видов водорослей (Silow et al., 1991). Так, например, ее численность возрастала с 15.3 до 59.4 тыс. кл/л в подледном эксперименте (1987 г.), с 2.5 до 8.6 тыс. кл/л в летний период (1989 г.). Внесение добавок биогенных элементов (нитратный азот, фосфатный фосфор) и фенольных соединений (пирокатехин) не только не угнетало нитцшию, как большинство других видов, а, напротив, вызывало увеличение ее численности и биомассы от 4 до 7 раз по сравнению с контрольными мезокосмами. Результаты лабораторных экспериментов также показали угнетение аулакозиры добавками биогенов и стимуляцию ими ницшии (Бондаренко, Гусельникова, 1988).

В последние 2 десятилетия изменилась цикличность в развитии *Aulacosira baicalensis* и массовая вегетация вида стала довольно редким явлением. Преобладают годы с очень небольшой его численностью и биомассой (рис. 2). Утверждение, что этот вид чуть ли не вымирает вследствие чрезмерного загрязнения озера, не соответствует действительности. Высокие концентрации *A. baicalensis* все же существуют в Байкале и в последние годы. Например, высокоурожайным по аулакозире был 1982 г. Но особенно необычным был 1990 г., когда мощное развитие *A. baicalensis* охватило не только весь южный Байкал, но и почти всю акваторию среднего и северного Байкала. Значительные концентрации этого вида отмечались и в 1994 г. Экологическая обстановка на Байкале в 1982 и 1990 гг. вряд ли отличалась от таковой в 1985—1989 гг., когда численность *A. baicalensis* была очень небольшой (рис. 2). Одной из

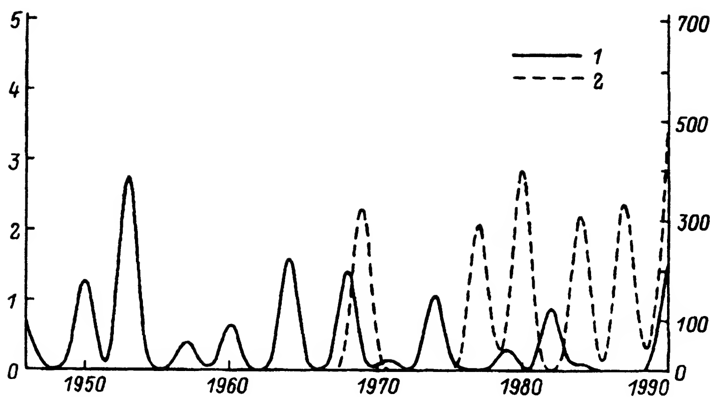


Рис. 2. Многолетняя динамика (в мг/м^3) *Nitzschia acicularis* (*1* — левая шкала) и *Aulacosira baicalensis* (*2* — правая шкала) в южном Байкале в мае в слое 0—25 м.

По оси абсцисс — годы наблюдений; по осям ординат — биомасса, мг/м^3, и численность, тыс. кл./л.

причин нарушения установившейся цикличности в развитии *A. baicalensis* в последние годы следует считать, на наш взгляд, вытеснение этого вида из экосистемы более конкурентоспособным и жизнестойким видом *Nitzschia acicularis*, что может быть связано с увеличением поступления в озеро биогенных элементов и других аллохтонных веществ, оказывающих на эндемичную водоросль не прямое, а опосредованное действие.

Другая возможная причина — изменения климатического режима озера (более раннее вскрытие Байкала ото льда и более позднее его замерзание, т. е. уменьшение ледостава на озере и, напротив, увеличение периода открытой воды), что в свою очередь приводит к изменению динамики вод Байкала и ее интенсивности. В этой ситуации не исключено, что на первый план выступают биоценотические взаимоотношения между крупным (*Aulacosira*) и мелким (*Nitzschia*) фитопланктоном.

Для выяснения причин, вызвавших перестройку в фитопланктоне пелагиали Байкала, необходимо продолжение мониторинговых работ не только по фитопланктону, но и по гидрохимии и другим составляющим экосистемы озера.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипова Н. Л. Сезонные и годовые изменения фитопланктона оз. Байкал // Тр. Лимнолог. ин-та. Иркутск, 1963. Ч. 2(22). С. 75—84.

Антипова Н. Л., Кожов М. М. Материалы по сезонам и годовым колебаниям руководящих форм фитопланктона озера Байкал // Тр. Иркутского гос. ун-та. 1953. Т. 7. Вып. 1—2. С. 63—68.

Бондаренко Н. А., Гусельникова Н. Е. Продукционные характеристики *Melosira baicalensis* и *Nitzshia acicularis* // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1988. Т. 2. С. 84.

Вотинцев К. К., Мещерякова А. И., Поповская Г. И. Круговорот органического вещества в озере Байкал. Новосибирск, 1975. 188 с.

Загоренко Г. Ф., Каплина Г. С. Современное состояние фитопланктона Байкала // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Иркутск, 1981. Вып. 1. С. 63—65.

Кожова О. М. Систематический список планктонных водорослей озера Байкал и некоторые данные по биологии их массовых форм // Изв. СО АН СССР. 1959. Ч. 10. С. 112—124.

Кожова О. М. О периодических изменениях в развитии фитопланктона озера Байкал // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. 1961. С. 28—43.

Михайлов В. И., Поповская Г. И. Новые данные о тонкой структуре и экологии *Nitzschia acicularis* W. Sm. (*Bacillariophyta*) из фитопланктона Байкала и Селенги // Изв. СО АН СССР. Серия биологические науки. 1986. Вып. 2. С. 54—56.

Поповская Г. И. Фитопланктон Байкала и его значения в создании автохтонного органического вещества // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. М., 1967. С. 216—222.

Поповская Г. И. Об эвтрофикации р. Селенги и залива Провал на Байкале // Антропогенное эвтрофирование водоемов. Черноголовка, 1974. С. 149—153.

Поповская Г. И. Динамика фитопланктона Байкала (1964—1974 гг.). Биологическая продуктивность пелагиали Байкала // Тр. Лимнолог. ин-та СО АН СССР. Иркутск, 1977. Т. 19(39). С. 3—39.

Поповская Г. И. Многолетние изменения доминантных видов диатомовых водорослей в пелагиали южного Байкала // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1979. С. 100—101.

Поповская Г. И. Фитопланктон Байкала и его многолетние изменения (1958—1990 гг.): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1991. 32 с.

Поповская Г. И., Кузьмина А. Е. Многолетние изменения фитопланктона реки Селенги // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1988. Т. 2. С. 123.

Скабичевский А. П. К биологии *Melosira baicalensis* // Русс. биол. журн. 1929. Т. 8. Вып. 4—5. С. 93—114.

Silow E. A., Stom D. I., Basharova N. A. et al. Influence of biogenous elements on components of the Lake Baikal plankton community // Acta Hydrochim. Hydrobiol. 1991. Vol. 19. N 6. P. 629—634.

Иркутский
государственный университет
Институт геохимии
им. А. П. Виноградова
Иркутск

Получено 29 IV 1996

SUMMARY

The long-term dynamics of lake Baikal phytoplankton was observed and the periodicity of development and quantitative parameters of *Aulacosira baicalensis* and *Nitzschia acicularis* were revealed. The invasion into Southern Baikal plankton and mass development of *Nitzschia acicularis* were recorded. The main reasons of lake phytocoenosis change are considered.

УДК 581.162 : 574.21

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 5

© В. П. Бессонова, Л. М. Фендюр, Т. Н. Пересыпкина

ВЛИЯНИЕ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ НА МУЖСКУЮ ФЕРТИЛЬНОСТЬ ДЕКОРАТИВНЫХ ЦВЕТОЧНЫХ РАСТЕНИЙ

V. P. BESSONOVA, L. M. FENDUR, T. N. PERESYPKINA. THE IMPACT OF ENVIRONMENTAL POLLUTION ON MALE FERTILITY OF THE ORNAMENTAL FLOWERING PLANTS

Изучено изменение показателей мужской фертильности под влиянием промышленных выбросов у декоративных цветочных растений, культивируемых в умеренной зоне. Установлено увеличение количества цветков с абортированием тычинок, недоразвитием или абортированием пыльников, их усыханием. В условиях загрязнения среды повышается стерильность пыльцевых зерен, изменяются их размеры. Выявлены виды растений, в наибольшей мере пригодные для индикации фитотоксичности и мутагенности загрязнителей.

В крупных городах, особенно в сфере действия промышленных предприятий, наблюдается существенное ухудшение качества окружающей среды. Одной из важнейших задач является совершенствование методов биологического контроля за ее состоянием.

При анализе литературных данных выявлено, что мутагенная активность промышленных загрязнителей исследуется в основном на таких тест-системах, как дрожжи, микроорганизмы, лимфоциты крови и т. п. В большинстве случаев это оправдано методическими задачами. Однако тест-системы, в качестве которых используются высшие растения, являются более дешевыми и оперативными, и поэтому в ряде случаев, в частности при определении порога действия мутагенных соединений и прогнозирования загрязнения окружающей среды, они могут быть предпочтительнее.

Мониторинг может осуществляться как непосредственно по уровням содержания загрязняющих веществ, так и по биологическим показателям (Гудериан, 1979; Сергейчик, 1984; Бессонова, 1992).

Косвенным показателем мутагенности и фитотоксичности загрязнителей окружающей среды может служить жизнеспособность пыльцы (Симонян, Джигарян, 1966; Feder, 1969).

Цель данной работы — изучить влияние загрязнения среды на мужскую фертильность декоративных растений и выявить наиболее чувствительные виды для использования их в фитоиндикационных наблюдениях за состоянием природной среды.

Материалы и методика

Исследовали декоративные цветочные растения, выращиваемые в умеренной зоне в качестве летников (33 вида, относящиеся к 16 семействам).

Исследованные виды:

Ranunculaceae: дельфиниум Аякса *Delphinium ajacis* L. (*Consolida ajacis* Schur); *Papaveraceae*: мак самосейка *Papaver rhoeas* L., эшшольция калифорнийская *Eschscholtzia californica* Cham.; *Nyctaginaceae*: мирабилис ялапа *Mirabilis jalapa* L.; *Caryophyllaceae*: гвоздика китайская *Dianthus chinensis* L., смолевка небесная роза *Silene coeli-rosa* Gord.; *Amaranthaceae*: гомфрена шаровидная *Gomphrena globosa* L.; *Brassicaceae*: алиссум морской *Alissum maritimum* Lam., иберис зонтичный *Iberis umbellata* L., матиола двурогая *Matthiola bicornis* (Sibth. et Smith) DC.; *Fabaceae*: фасоль огненно-красная *Phaseolus coccineus* L.; чина душистая *Lathyrus odoratus* L.; *Tropaeolaceae*: настурция культурная *Tropaeolum majus* L., недотрога бальзаминовая *Impatiens balsamina* L.; *Polemoniaceae*: флокс Друммонда *Phlox drummondii* Hook.; *Verbenaceae*: вербена гибридная *Verbena × hybrida* Hort; *Lamiaceae*: шалфей сверкающий *Salvia splendens* Sello ex Nees.; *Linaceae*: лен крупноцветковый *Linum grandiflorum* Desf.; *Solanaceae*: петуния гибридная *Petunia × hybrida* Vilm, табак крылатый крупноцветковый *Nicotiana alata* Link.; *Onagraceae*: годеция прелестная *Godetia amoena* (Lehm) G. Don.; *Dipsacaceae*: скабиоза темно-пурпурная *Scabiosa atropurpurea* L.; *Scrophulariaceae*: львиный зев *Antirrhinum majus* L.; *Asteraceae*: арктотис стехасолистный *Arctotis stoechadifolia* Berg., бархатцы прямостоячие *Tagetes erecta* L., бархатцы узколистые *T. tenuifolia* L., гайлардия красивая *Gaillardia pulchella* Foug., календула лекарственная *Calendula officinalis* L., космос дважды перистый *Cosmos bipinnatus* Cav., цинния изящная *Zinnia elegans* Jacg, георгины огненно-красные *Dahlia coccineus* Desf., цмин прицветниковый *Helichrysum bracteatum* Andr., санвиталия распростертая *Sanvitalia procumbens* Lam.

Опытные растения произрастали на территории электрометаллургического предприятия в степной зоне Украины. Характер производства таков, что основными ингредиентами промышленных выбросов являются тяжелые металлы, преимущественно железо и хром.

Многолетнее аэрогенное загрязнение привело к накоплению в почве больших количеств этих элементов. Содержание в почве (горизонт 0—20 см) на расстоянии 0.3 км от основного источника загрязнения составляет: железа — 8.2 %, хрома — 392 мг/кг абс. сух. почвы; 0.5 км — 8.4 и 284; 0.75 км — 7.9 и 210; 1.5 км — 6.0 и 154; 5.0 км — 4.0 и 80.2 соответственно. Содержание железа в почве контрольного участка составляет 3.2 %, хрома — 76.3 мг/г абс. сух. почвы. При работе электрических печей соединения серы не поступают в окружающую среду (Калюжный, 1961; Гринфилд и др., 1988).

Уход за растениями опытного и контрольного участков был одинаков. Влажность почвы поддерживалась на уровне 60—68 % от полной влагоемкости путем полива (дождевания). Температурные условия на участках были одинаковыми. Среднемесячные суточные температуры мая составляли 16.5, июня — 18.5, июля — 20.5, августа — 20.9, сентября — 14.1 °С.

Пыльники извлекали из цветка на стадии рыхлого бутона. Жизнеспособность пыльцы определяли ацетокарминовым методом и по В. С. Шардакову (Паушева, 1970). Для каждого варианта исследовалось не менее 1000 пыльцевых зерен. Пыльцевые зерна измеряли под микроскопом с помощью окуляр-микрометра. Проращивание пыльцы осуществляли по методике, описанной ранее (Бессонова, Лыженко, 1991). Результаты эксперимента обработаны статистически (Лакин, 1990). Достоверность различий между контрольными и опытными вариантами оценивали с помощью критерия Стьюдента на 5 %-м уровне значимости, обеспечивающем 95 %-ю доверительную вероятность.

Результаты исследования

Характер полученных данных свидетельствует о негативном влиянии загрязнителей на мужскую фертильность декоративных цветочных растений. Это выражается прежде всего в том, что загрязнение среды вызывает повышение доли цветков с уменьшенным числом тычинок (табл. 1) (хотя наряду с этим наблюдается и некоторое количество цветков с возросшим числом тычинок, однако их доля значительно ниже). Наиболее подвержены влиянию промышленных выбросов по этому показателю *Delphinium ajacis*, *Silene coeli-rosa*, *Impatiens balsamina*, *Lathyrus odoratus* (табл. 1). Повышение доли цветков с уменьшенным количеством тычинок у этих видов по сравнению с контролем составляет соответственно 31.5, 36.7 и 65.0 %.

Наряду с уменьшением числа тычинок наблюдаются абортирование и недоразвитие пыльников. У ряда видов (*Petunia × hybrida*, *Impatiens balsamina*, *Tropaeolum majus*, *Nicotiana alata* и др.) некоторые пыльники засыхают сразу после открытия цветка. Все эти нарушения снижают продукцию пыльцы. Кроме того, при воздействии на растения промышленных выбросов в нормально сформированных пыльниках также образуется пыльца со сниженной фертильностью.

Уровень возрастания стерильности пыльцы в условиях влияния на растения техногенных эмиссий у разных видов декоративных растений неодинаков (рис. 1, *А*, *Б*). Выявлены виды с большей чувствительностью процесса формирования пыльцевых зерен к ингредиентам промышленных выбросов. Так как процент стерильности пыльцы у разных видов контрольного варианта различается, для сопоставимости данных о степени абортивности пыльцы в условиях мониторинговых точек вводится коэффициент стерильности (отношение стерильности пыльцы в опытных точках к этому же показателю в контроле) (рис. 1, *Б*).

Наиболее чувствителен к загрязнению среды процесс микроспорогенеза у *Papaver rhoeas*, *Eschscholtzia californica*, *Lathyrus odoratus*, *Scabiosa atropurpurea*, *Nicotiana alata*, *Phaseolus coccineus* (рис. 1). Ряд видов (*Iberis umbellata*, *Arctotis stoechadifolia* и др.) характеризуется устойчивостью процессов формирования пыльцы к промышленным токсикантам, что, возможно, связано с более высоким уровнем репарационных процессов. Нами установлено, что виды сем. *Papaveraceae* в наибольшей степени по сравнению с представителями других семейств в условиях промышленного предприятия накапливают марганец, железо и свинец; *Fabaceae* (*Lathyrus odoratus*, *Phaseolus coccineus*) — железо, кобальт, молибден, свинец. В то же время представители *Brassicaceae* (*Alissum maritima*, *Iberis umbellata*, *Matthiola bicornis*), накапливающие меньшие количества таких металлов как железо, хром, марганец (Bessonova

ТАБЛИЦА 1

Доля цветков с измененным числом тычинок в условиях контроля и загрязнения, %

Виды	Контроль		Завод	
	уменьшение	увеличение	уменьшение	увеличение
Delphinium ajacis	4.4±0.6	2.1±0.3	14.2±1.2	3.1±0.7
Silene coeli-rosa	5.2±0.7	0.8±0.25	20.1±2.1	1.0±0.05
Iberis umbellata	1.6±0.1	0.5±0.06	7.3±0.9	1.2±0.08
Eschscholtzia californica	4.4±0.2	1.3±0.3	11.3±1.6	4.2±0.6
Impatiens balsamina	3.3±0.8	0.8±0.04	12.4±1.4	3.1±0.4
Lathyrus odoratus	2.4±0.4	2.1±0.2	15.6±1.2	2.2±0.3
Linum grandiflorum	2.2±0.2	0.3±0.09	10.3±2.1	3.4±0.4
Salvia splendens	4.3±0.6	2.1±0.3	11.4±1.9	2.2±0.5
Antirrhinum majus	3.5±0.7	0.3±0.05	10.6±1.5	3.1±0.8
Petunia × hybrida	4.6±0.4	1.2±0.2	18.4±2.2	2.1±0.7
Tagetes erecta	1.7±0.1	0.4±0.06	8.3±1.4	0.9±0.06
Calendula officinalis	2.1±0.2	0.7±0.05	9.6±1.6	1.5±0.05

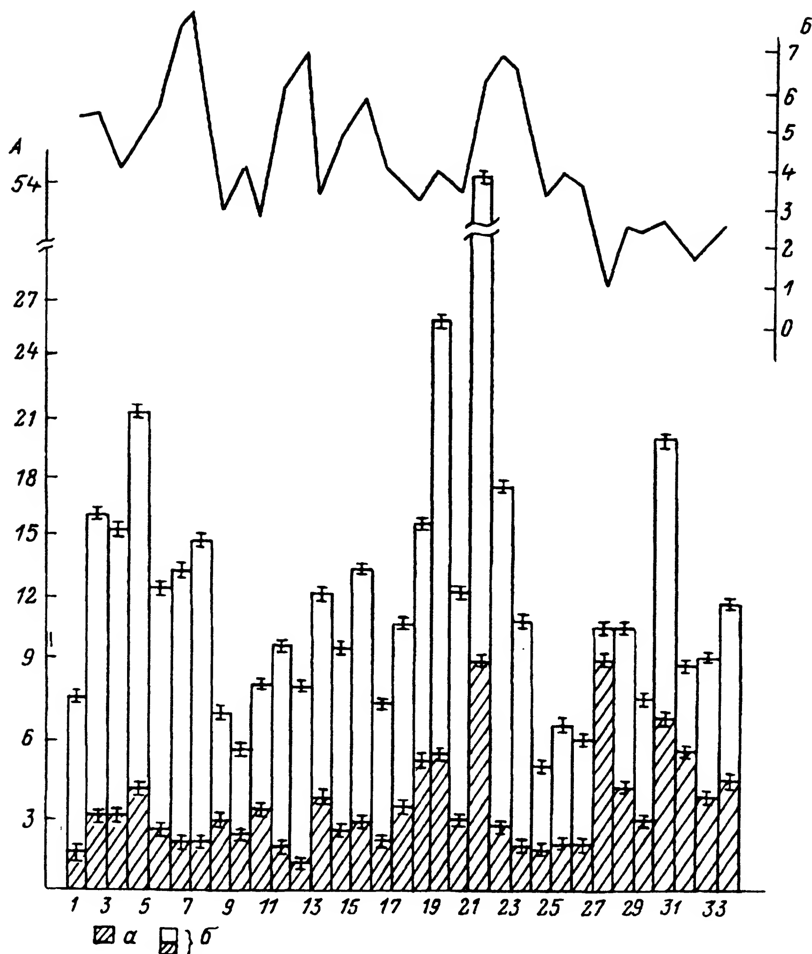


Рис. 1. Влияние загрязнения среды на стерильность пыльцы декоративных цветочных растений.

а — контроль, *б* — завод. Виды: *1* — *Gomphrena globosa*, *2* — *Mirabilis jalapa*, *3* — *Delphinium ajacis*, *4* — *Dianthus chinensis*, *5* — *Silene coeli-rosa*, *6* — *Papaver rhoeas*, *7* — *Eschscholtzia californica*, *8* — *Alissum maritimum*, *9* — *Iberis umbellata*, *10* — *Matthiola bicornis*, *11* — *Phaseolus coccineus*, *12* — *Lathyrus odoratus*, *13* — *Tropaeolum majus*, *14* — *Linum grandiflorum*, *15* — *Impatiens balsamina*, *16* — *Godetia amoena*, *17* — *Phlox drummondii*, *18* — *Verbena × hybrida*, *19* — *Scabiosa atropurpurea*, *20* — *Salvia splendens*, *21* — *Petunia × hybrida*, *22* — *Nicotiana alata*, *23* — *Antirrhinum majus*, *24* — *Arctotis stoechadifolia*, *25* — *Tagetes erecta*, *26* — *T. tenuifolia*, *27* — *Gaillardia pulchella*, *28* — *Calendula officinalis*, *29* — *Cosmos bipinnatus*, *30* — *Zinnia elegans*, *31* — *Dahlia coccineus*, *32* — *Helichrysum bracteatum*, *33* — *Sanvitalia procumbens*. По горизонтальной оси — виды; по вертикальным осям: *А* — стерильность пыльцы, %; *Б* — коэффициент стерильности пыльцы.

et al., 1993), характеризуются более низким уровнем стерильности по сравнению с представителями вышеуказанных семейств. Известно, что железо, хром и другие тяжелые металлы обладают мутагенным действием (Rosen, 1954; Манджагаладзе, 1966; Sirover, Lab, 1976; Ранчялис, 1978).

Пригодность пыльцы для выявления фитотоксического и мутагенного действия промышленных токсикантов определяется не только ее высокой чувствительностью к действию загрязнителей, но и тем, что именно в гаплоидном состоянии проявляются летальные мутации, возникшие при формировании пыльцевых зерен (Mičieta, 1989). Следует отметить, что, несмотря на довольно высокие коэффициенты стерильности, у таких видов, как *Dianthus chinensis*, *Petunia × hybrida*, *Lathyrus odoratus*, *Papaver rhoeas*, *Eschscholtzia californica* (4.74, 5.57, 6.55, 7.40 и 7.94 соответственно),

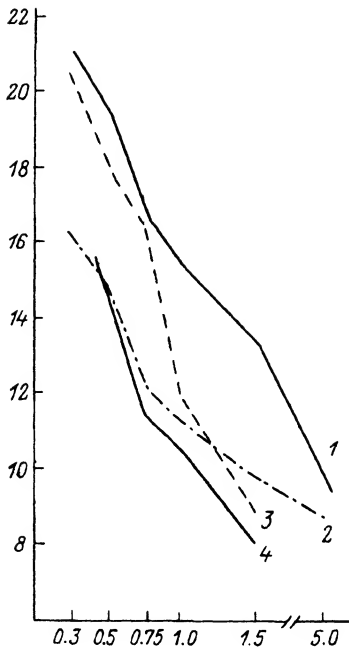


Рис. 2. Стерильность пыльцы *Lathyrus odoratus* (*1*, *3*) и *Impatiens balsamina* (*2*, *4*) на различном расстоянии от источника загрязнения.

По оси абсцисс — расстояние от источника загрязнения, км; по оси ординат — стерильность пыльцы, %. Стерильность выявлена: *1*, *2* — проращиванием пыльцевых зерен; *3*, *4* — методом окрашивания.

использовать их в мониторинговых исследованиях нежелательно, так как они имеют формы различной степени плоидности.

Важным условием использования пыльцы для выявления фитотоксичности и мутагенности среды является невысокий уровень спонтанной абортивности у большинства исследуемых видов (рис. 1, *А*, *а*). Лишь у таких видов, как *Verbena* × *hybrida*, *Petunia* × *hybrida*, *Gaillardia pulchella*, *Zinnia elegans*, *Dahlia coccineus*, *Dianthus chinensis*, *Sanvitalia procumbens*, этот показатель превышает 5 %.

Для оценки взаимосвязи загрязнения окружающей среды со стерильностью нами исследовалось изменение этого показателя у чувствительных видов *Lathyrus odoratus* и *Impatiens balsamina* по градиенту техногенной нагрузки на растение (рис. 2).

Считается (Паушева, 1970; Mičieta, 1989), что определение жизнеспособности пыльцы методами окрашивания дает достаточно точные результаты и хорошо коррелирует с количеством проросшей пыльцы, поэтому для массовых тестовых исследований предлагается использовать именно эти методы в связи с их большей оперативностью. Мы провели тестовые исследования двумя способами параллельно, при этом жизнеспособность пыльцы выявлялась как методом окрашивания, так и путем проращивания (рис. 2). Данные, полученные с использованием разных методов, имеют одинаковую закономерность, хотя при проращивании пыльцы (рис. 2, *1*, *2*) получены несколько более высокие значения стерильности. В условиях мощного техногенного стресса, где обнаруживается высокая концентрация тяжелых металлов (Fe и Cr), уровень стерильности пыльцы наиболее высокий. По мере удаления от источника загрязнения фитотоксический эффект падает. Таким образом, снижение фертильности пыльцы носит дозозависимый характер.

На изменение качества пыльцы декоративных растений в условиях хронического воздействия на них ингредиентов промышленных выбросов указывает уменьшение средних размеров пыльцевых зерен (табл. 2). В наибольшей степени средняя величина пыльцевых зерен по сравнению с контролем изменяется у таких видов, как *Calendula officinalis*, *Helychrysum bracteatum*, *Mirabilis jalapa*, *Nicotiana alata*, *Verbena* × *hybrida*, *Tropaeolum majus*. Их размеры составляют 71.3, 73.6, 77.3, 77.7, 78.06, 79.8 % от контрольного варианта соответственно. Следует отметить, что в целом наблюдается тенденция к снижению размеров пыльцевых зерен в условиях загрязнения среды. Однако влияние промышленных токсикантов неоднозначно. Наряду с уменьшением величины пыльцы иногда отмечается и значительное увеличение размеров отдельных пыльцевых зерен по сравнению с контролем. Такой характер изменений, по-видимому, связан с нарушением процессов роста и деления клеток археспория и формирования тетрад микроспор. Как показали исследования изменения размеров пыльцевых зерен по градиенту техногенной нагрузки на растения (рис. 3), даже с использованием видов, у которых в условиях промышленного предприятия величина пыльцы изменяется существенно по сравнению с контролем

ТАБЛИЦА 2

Размеры пыльцевых зерен декоративных цветочных растений в условиях контроля и загрязнения, мкм

Виды	Контроль	Завод
Mirabilis jalapa	(165.2±3.2)×(164.9±2.5)	(125.3±5.1)×(130.0±5.4)
Dianthus chinensis	(65.1±1.3)×(68.8±0.9)	(58.6±2.0)×(60.0±2.1)
Eschscholtzia californica	(56.4±1.4)×(57.9±1.2)	(48.1±2.4)×(47.1±2.5)
Tropaeolum majus	(43.5±3.5)×(39.9±2.3)	(35.9±3.6)×(30.2±2.9)
Impatiens balsamina	(60.5±1.4)×(36.1±0.9)	(50.8±3.1)×(29.7±2.6)
Godetia amoena	(57.9±0.9)×(58.4±1.2)	(50.1±1.9)×(50.3±1.8)
Phlox drummondii	(40.4±0.8)×(39.1±1.1)	(33.6±1.6)×(33.5±1.7)
Verbena × hybrida	(59.7±1.2)×(52.9±1.4)	(46.4±1.8)×(41.5±2.1)
Scabiosa atropurpurea	(112.0±2.4)×(104.0±2.9)	(99.8±2.7)×(90.5±2.9)
Salvia splendens	(87.3±1.6)×(84.0±1.8)	(74.0±2.1)×(72.9±2.3)
Petunia × hybrida	(43.9±2.7)×(43.2±2.8)	(35.1±2.8)×(34.9±2.4)
Nicotiana alata	(41.0±3.3)×(40.7±0.9)	(31.2±1.8)×(32.3±1.4)
Antirrhinum majus	(29.6±0.7)×(29.4±0.6)	(26.9±1.2)×(26.5±1.3)
Tagetes erecta	(46.0±0.8)×(44.1±1.2)	(39.4±1.3)×(37.4±1.6)
T. tenuifolia	(43.2±0.8)×(41.6±0.9)	(36.9±1.4)×(36.2±1.3)
Gaillardia pulchella	(51.4±1.2)×(52.0±0.6)	(49.0±1.7)×(49.1±1.8)
Calendula officinalis	(52.2±1.0)×(56.0±1.2)	(39.3±2.2)×(37.9±2.0)
Cosmos bipinnatus	(30.2±0.5)×(33.2±0.4)	(29.2±0.8)×(29.1±0.8)
Zinnia elegans	(85.0±4.0)×(65.2±2.8)	(73.0±3.4)×(56.6±2.7)
Dahlia coccineus	(58.4±1.3)×(57.1±0.6)	(51.2±1.2)×(51.1±1.2)
Helichrysum bracteatum	(36.0±0.4)×(35.7±0.8)	(26.3±1.4)×(26.4±1.7)
Sanvitalia procumbens	(28.0±1.3)×(26.5±0.7)	(22.5±1.3)×(22.8±1.6)

(табл. 2), этот показатель может быть применен в оценке качества среды только как дополнительный и лишь в условиях сильного загрязнения. Четкой зависимости между степенью удаления от источника эмиссии и изменением размеров пыльцы не наблюдали. С другой стороны, следует отметить существенный размах варьирования размеров пыльцы и в контрольном варианте у таких видов, как *Petunia × hybrida*, *Zinnia elegans*, *Scabiosa atropurpurea*, *Tropaeolum majus*, *Nicotiana alata*, что затрудняет использование этого показателя в оценке качества среды даже в условиях ее сильного загрязнения.

Большая продолжительность сроков цветения декоративных цветочных растений по сравнению с древесными (Симонян, Джигарян, 1966) и сельскохозяйственными растениями (Mičieta, 1989) дает им определенные преимущества при использовании в мониторинговых исследованиях. Хотя сроки цветения декоративных растений при воздействии на них техногенных эмиссий сокращаются (табл. 3), тем не менее при правильном подборе ассортимента для мониторинговых исследований можно иметь несколько цветущих видов растений в течение всего летне-осеннего периода. Следует отметить еще одно преимущество декоративных цветочных растений в фитоинди-

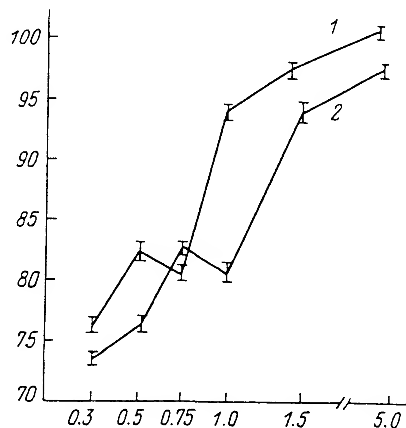


Рис. 3. Влияние загрязнения среды на изменение размеров пыльцевых зерен *Mirabilis jalapa* (*1*) и *Impatiens balsamina* (*2*).

По оси абсцисс — расстояние от источника загрязнения, км; по оси ординат — размеры пыльцевых зерен, % к контролю.

ТАБЛИЦА 3

Сроки цветения некоторых декоративных цветочных растений в условиях контроля и загрязнения

Виды	Сроки цветения			
	контроль		завод	
	начало	конец	начало	конец
Silene coeli-rosa	1 VII	10 VIII	11 VII	8 VIII
Eschscholtzia californica	3 VI	15 X	13 VI	25 IX
Lathyrus odoratus	15 VII	25 VIII	20 VII	20 VIII
Phaseolus coccineus	1 VII	15 VIII	9 VII	8 VIII
Impatiens balsamina	15 VII	30 IX	22 VII	12 IX
Phlox drummondii	4 VII	25 VIII	15 VII	9 VIII
Tagetes erecta	11 VI	22 X	15 VI	7 X
Calendula officinalis	14 VI	20 VIII	18 VI	28 VII

кационных наблюдениях — их широкое использование в озеленении промышленных предприятий, городских улиц, скверов и т. п. А большое количество и воспроизведение особенностей объектов — это основные требования, предъявляемые к биоиндикаторам. Исследования в конкретном районе лучше всего помогут оценить степень мутагенности и фитотоксичности в реальном комплексе экологических факторов.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о снижении мужской фертильности декоративных цветочных растений под влиянием ингредиентов промышленных выбросов, что выражается в возрастании числа цветков с абортированными тычинками, недоразвитием или абортированием пыльников. Высокую чувствительность к загрязнителям обнаруживает пыльца, что выражается в повышении стерильности пыльцевых зерен. Такие растения, как *Silene coeli-rosa*, *Papaver rhoeas*, *Eschscholtzia californica*, *Lathyrus odoratus*, *Phaseolus coccineus*, *Impatiens balsamina*, *Gomphrena globosa*, *Mirabilis jalapa* и др., могут быть использованы для индикации фитотоксичности и мутагенности ингредиентов выбросов.

Различие в сроках цветения и его длительность у ряда видов позволяет наладить мониторинг состояния среды в течение всего вегетационного периода растений с мая по октябрь.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бессонова В. П. Состояние пыльцы как показатель загрязнения среды тяжелыми металлами // Экология. 1992. № 4. С. 45—50.

Бессонова В. П., Лыженко И. И. Влияние загрязнения среды на прорастание и физиологическое состояние пыльцы некоторых древесных растений // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 422—426.

Гудериан Р. Загрязнение воздушной среды. М., 1979. 200 с.

Гринфилд С., Аткинс П. Р., Герсте Р. В. и др. Защита атмосферы от промышленных загрязнителей. М., 1988. 712 с.

Калюжный Д. Н. Санитарная охрана атмосферного воздуха от выбросов предприятий черной металлургии. Киев, 1961. 181 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1990. 352 с.

Манджагаладзе Р. Н. Влияние соединений марганца на экстральный цикл и эмбриогенез экспериментальных животных // Тр. НИИ гигиены труда и профзаболеваний. Тбилиси, 1966. Вып. 10. С. 219—223.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1970. 255 с.

Ранчялис В. П. Регуляция чувствительности высших растений к мутагенным факторам. Рига, 1978. 188 с.

Сергейчик С. А. Древесные растения и оптимизация промышленной среды. Минск, 1984. 168 с.

Симонян В. Г., Джигарян Э. В. Определение фертильности и стерильности пыльцевых

зерен винограда, возделываемого в разных зонах города Еревана // Тез. докл. на заседании секции генет. аспектов проблемы «Человек и биосфера». Орджоникидзе, 1966. С. 15.

Bessonova V., Fendur L., Dubovaja E. Flowering annual plants in monitoring of the environment pollution by heavy metals // Environmental toxicology: pathways of anthropogenic pollutants in the environment and their toxic effects. Porabka-Kozubnik, Poland, 1993. P. 47.

Feber N. A. Reduction in tobacco pollen germination and tube elongation induced by low lewels of ozone // Science. 1969. Vol. 160. P. 1112.

Mičieta K. Kulturne rastliny ako indicatory fytotoxicity a mutagenity znečistenĕho zivotneho prosredia // Pol'nohospodarstvo. 1989. Vol. 35. N 2.

Rosen G. von. Breaking of chromosomes by the action of elements of the periodical system and by some other principles // Hereditas. 1954. Vol. 40. N 1—2. P. 258—263.

Sirover M. A., Lab L. A. Metal activation in DNA synthesis // Biochem. Biophys. Res. Communs. 1976. Vol. 70. N 3. P. 812—817.

Запорожский
государственный университет
Украина

Получено 20 VI 1994

SUMMARY

Changes in male fertility of industrially polluted in ornamental flowering plants cultivated in temperate zone as annual was studied. The increase in the number of flowers with aborted stamens and under-developed or aborted anthers is recorded. Sterility of pollen grains increases and size changes. Plant species suitable for the indication of phytotoxity of pollutants and their ability to produce mutation are found.

УДК 581.162:3 : 582.938+695.773.4 Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 5

© А. К. Тимонин, М. Ю. Савицкий

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ОПЫЛЕНИЯ *VINCETOXICUM HIRUNDINARIA* (*ASCLEPIADACEAE* S. STR.)

A. C. TIMONIN, M. Yu. SAVITSKY. POLLINATION EFFICIENCY OF *VINCETOXICUM HIRUNDINARIA* (*ASCLEPIADACEAE* S. STR.)

Цветки *Vincetoxicum hirundinaria* специализированы к опылению крупными двукрылыми. Однако миофилия *V. hirundinaria* менее совершенна, чем многих *Apiaceae* со значительно более просто устроенными цветками, поскольку чрезмерная сложность строения гиностегия и механизма опыления существенно ограничивает как круг возможных опылителей, так и вероятность попадания поллиния на опылителя, а затем — на воспринимающую поверхность рыльца. В то же время нектар оказывается доступен многим бесполезным посетителям. В результате менее 5 % цветков завязывают плоды. В юго-восточной Мордовии опылителями являются Gonia и Gymnosoma (Tachinidae).

Сем. *Asclepiadaceae* s. str. рассматривают как вершину энтомофильной эволюции двудольных. Оно объединяет виды облигатно энтомофильных и аллогамных (в основном, вероятно, ксеногамных) растений (Фегри, Пэйл, 1982), цветки которых при общем соответствии конструктивному плану высших двудольных по геометрической сложности и причудливости строения мало уступают цветкам *Orchidaceae*. Подобно последним, у *Asclepiadaceae* s. str. опыление осуществляется поллиниями (Schumann, 1897). Они попарно соединены ножками-ретинакулами с 5 трансляторами в 5 поллинариев.

Механизм опыления в общих чертах известен и, по-видимому, одинаков у всех ластовневых (Knuth, 1899; Kugler, 1970; Bookman, 1981). Однако особенности репродуктивной биологии исследованы лишь у немногих представителей этого

семейства, часто в условиях интродукции (Knuth, 1899; Руцкий, 1939, 1967; Kugler, 1970), в целом они изучены слабо.

Изощренная геометрия цветков *Asclepiadaceae* наводит на мысль о высоком совершенстве процесса опыления. Поэтому весьма неожиданным оказалось непропорционально малое число плодов у обильно цветущих растений *Vincetoxicum hirundinaria* Medic., что побудило нас более подробно исследовать особенности опыления у данного вида.

Материал и методика

Особенности опыления *Vincetoxicum hirundinaria* исследовали в природе в июне 1990 г. Исследования проводили в Большеберезниковском р-не Мордовии, примерно в 10 км южнее с. Симкино, в остепненном дюнном бору в долине р. Сура — типичном местообитании этого вида (Lehman, 1973; Новиков, 1987). *V. hirundinaria* в районе наблюдений встречается спорадически вдоль лесных дорог, по полянам и вырубкам единичными растениями или более или менее крупными куртинами. Все они, по-видимому, входят в одну локальную популяцию, обитающую, судя по развитию растений и обильному цветению, в условиях экологического оптимума.

Для наблюдений были выбраны по 1—2 растения с 4 участков, представляющих затемненную обочину зарастающей дороги (уч. 1), а также хорошо освещаемые: окраину большой старой вырубки, заросшей *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth (уч. 2), перекресток лесных дорог (уч. 3) и поляну (уч. 4). Судя по обилию и степени развития растений и их парциальных соцветий, условия на уч. 1 были близки к пессимальным для данного вида, на уч. 4 — наиболее благоприятными, а на участках 2 и 3 имели промежуточное значение между обоими крайними местообитаниями.

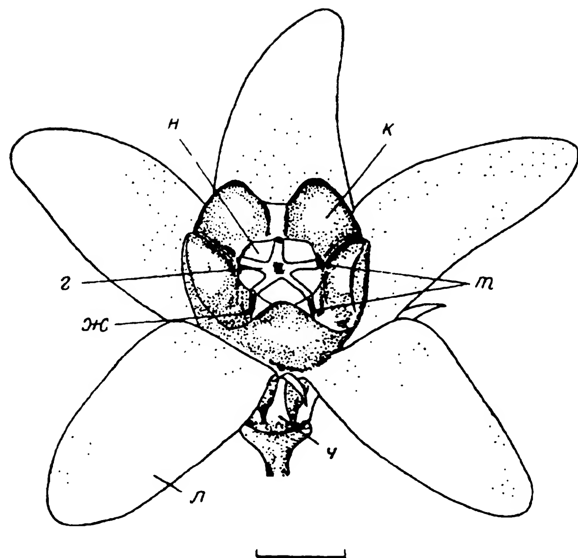
Учитывали только увядшие цветки перед опадением венчика и гиностегия, что позволяло определить окончательное число извлеченных поллинариев и результативность опыления, а также прослеживали судьбу каждого из завязавшихся плодов.

Результаты исследования

Vincetoxicum hirundinaria имеет некрупные (примерно 8 мм в диам.) белые или едва розоватые цветки в пазушных многоцветковых монотелических соцветиях. Строение цветка довольно простое в сравнении с другими ластовневыми (рис. 1, 2): венчик с короткой трубкой в 1.5—2 мм дл. и ширококолокольчатым или колесовидным отгибом; корона стаминодиальная, низкая (около 1 мм), из 5 простых мясистых зубков, отстоящих друг от друга на 0.5 мм и разделяющих чашу венчика на 5 компартментов; нектарники располагаются по одному между тычинками под желобками гиностегия, ведущими к рыльцевым ямкам и трансляторам поллинариев (рис. 2). Цветение отдельного цветка продолжается в среднем 3—4 сут. В первые 1.5—2 сут продукция нектара незначительна, а к концу 2-го дня цветения в неопыленных цветках резко усиливается секреция нектара, так что его капли в течение примерно 1 сут заполняют полость венчика и выступают между зубцами короны 5 каплями.

Цветки растений исследованной нами популяции посещали не менее 10 видов насекомых. В первые 2 сут цветения наиболее обычными посетителями цветка были мелкие Diptera из сем. Lauxaniidae, муравьи родов Lasius и Myrmica, регулярно отмечались мелкие Coleoptera и летающие Hymenoptera—Aculeata, в особенности Apis mellifera, значительно реже встречались крупные мухи родов Gonia и Gymnosoma (Tachinidae) и единично — мелкие Lepidoptera. Стареющие цветки, интенсивно секретирующие нектар, теряют привлекательность для мух и пчел, в меньшей степени — для жуков, но полностью сохраняют «популярность» у муравьев.

Самые частые посетители цветков — мелкие двукрылые. Они нередко попадают хоботками в желобки гиностегия и защемляют ротовые органы в трансляторах. Однако опылять ластовень они не способны, так как им обычно не под силу извлечь



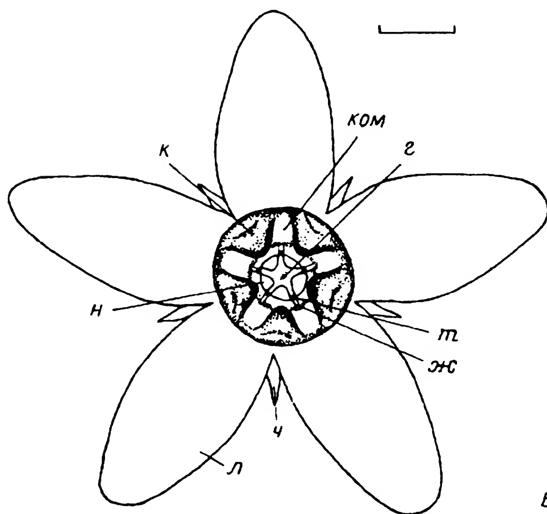


Рис. 1. Цветок *Vincetoxicum hirundinaria*.

А — вид сбоку, *Б* — вид сверху. *г* — гиностегий; *ж* — желобок гиностегия; *к* — корона; *ком* — компартмент чаши венчика; *л* — лепесток; *н* — надсвязник; *т* — транслятор поллинария; *ч* — чашелистик. Масштабная линейка: *А*, *Б* — 1 мм.

поллинарий. Лишь единичным мелким Diptera удается освободить ротовые органы из зажима транслятора, большинство же их становится жертвами хищников (вероятно, муравьев), о чем свидетельствуют остатки ротовых структур, торчащие из трансляторов, сохраняющихся in situ.

Мы ни разу не наблюдали защемления мелких жуков и бабочек трансляторами

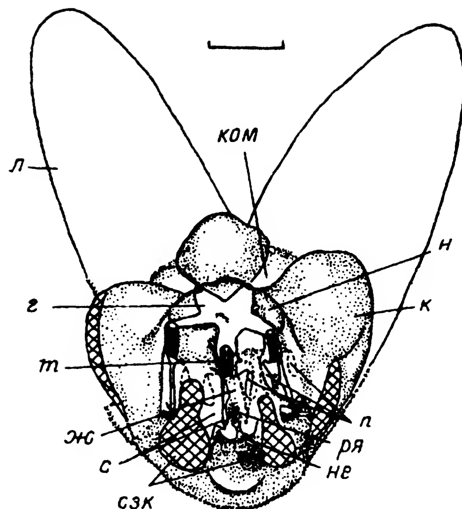


Рис. 2. Строение грани гиностегия.

с — складки гиностегия; *не* — нектарник; *п* — поллиний; *ря* — рыльцевая ямка; *сзк* — срезанный зубец короны. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка — 0.5 мм.

поллинариев, а на пойманных экземплярах никогда не было поллинариев. Пчелы и муравьи, осмотренные нами, также никогда не несли поллинариев. По-видимому, морфология головы всех этих животных исключает их эффективный контакт с трансляторами и, следовательно, сколь-либо заметное участие в опылении *V. hirundinaria* в районе исследования.

Основными опылителями растений исследованной популяции являются крупные мухи-тахины, хотя они и посещают цветки значительно реже некоторых из перечисленных выше животных. Эти мухи достаточно сильны для того, чтобы извлечь поллинарии из пыльников. Они переносят поллинарии на щетинках лабеллы хоботка (рис. 3), которыми попадают в желобки гиностегия снизу, протаскивают по желобку вверх, где и защемляют их в трансляторе поллинария.

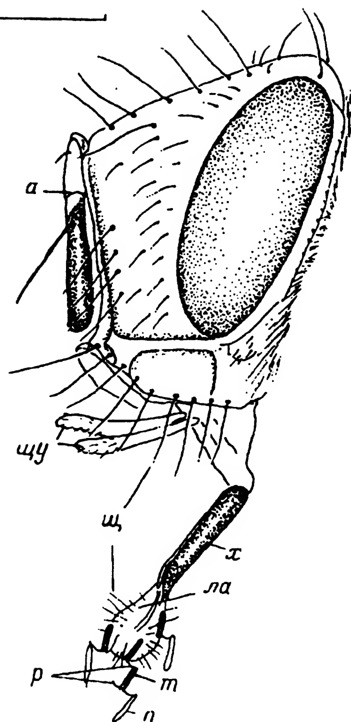
Конструкция цветка повышает вероятность попадания ротовых щетинок крупных мух в желобки гиностегия. Незначительная продукция нектара в первые 1.5—2 сут цветения цветка вынуждает муху глубоко запускать хоботок в цветок и облизывать нектарник, располагающийся у устья желобка гиностегия. При этом ее ротовые щетинки приближаются к устью желобка. Складки гиностегия, налегающие на желобок, расходятся книзу (рис. 2), облегчая попадание в него ротовых щетинок. Кроме того, цветок под тяжестью мухи отклоняется в горизонтальном направлении. А так как муха стремится занять в цветке положение головой вверх, то некоторые компартменты чаши венчика расположены для нее неудобно, т. е. — слишком низко и сбоку. При сосании мухой нектара из таких компартментов также увеличивается вероятность неловкого движения, влекущего за собой попадание ротовых щетинок в желобок гиностегия.

Эти же особенности цветка способствуют и попаданию принесенного мухой поллиния в желобок гиностегия. Обрывки ретинакул, оставшиеся на ротовых органах мухи после отрыва попавшего на рыльце поллиния, могут подобно ротовым щетинкам служить для извлечения и переноса новых поллинариев (рис. 3).

Эффективность опыления существенно зависит от микробиотопа, в котором обитает растение. Так, цветки растений, росших на обочине заросшей дороги под довольно густым пологом деревьев и кустарников (уч. 1), посещали только муравьи. В результате ни из одного цветка не были извлечены поллинарии, и ни один цветок не завязал плод (см. таблицу). Растения из хорошо освещаемых мест привлекали

Рис. 3. Голова Gonia capitata с поллинариями.

а — антенна; *ла* — лабелла; *п* — поллиний; *р* — оборванная ретинакула поллинария; *т* — транслятор поллинария; *х* — хоботок; *щ* — щетинка; *щу* — ротовой щупик.



многочисленных летающих насекомых, включая тахин, но у них эффективность цветения оказалась невысокой (см. таблицу). Число цветков с извлеченными поллинариями не превышало 25 %, причем в подавляющем большинстве случаев из цветка был извлечен только 1 поллинарий; число цветков, у которых извлечены 2 поллинария, было почти на порядок меньше (см. таблицу); 3 извлеченных поллинария были отмечены в единственном цветке из 1340 просмотренных нами; цветков с 4 и 5 извлеченными поллинариями мы вообще не встретили.

Успешно опыленными (отмечены поллинии, защемленные в желобках гиностегия в области рыльцевых ямок) можно считать не более 2—5 % цветков (см. таблицу), причем до половины из них отмирает на начальных стадиях формирования плода, возможно, вследствие несовместимых скрещиваний. Только у 20—30 % сохраняющихся на растении плодов развиваются обе листовки, тогда как 70—80 % состоят только из одной листовки (см. таблицу). Одинарные листовки возникают из цветков, опыленных одним поллинием (если на рыльце остается целый поллинарий, но только один из его поллиниев зажат в щели гиностегия, а другой свисает в полость трубки венчика и не участвует в опылении). Все цветки, развившие плод с двумя листовками, были опылены двумя поллиниями, попавшими в разные щели гиностегия, т. е. были опылены дважды. Троекратного опыления одного цветка мы не отмечали.

Показатели эффективности опыления исследованных растений

Участок	Общее число	Цветки			Плоды		
		с извлеченными полинариями			с листовками		опавшие*
		одним	двумя	тремя	одной	двумя	
1	44	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
2	298	47/15.8	0/0	0/0	5/1.8	0/0	0/0
3	320	70/22.0	9/2.8	0/0	4/1.2	1/0.3	1/20.0
4	678	92/13.6	9/1.3	1/0.5	18/2.6	7/1.0	7/28.0

Примечание. Над чертой — абсолютное число, под чертой — процент от общего числа учтенных цветков. * Процент опавших плодов указан от числа завязавшихся.

Обсуждение результатов

Низкий процент образующихся плодов не является исключительным свойством *V. hirundinaria*. Ранее его неоднократно отмечали у разных видов рода *Asclepias* (Руцкий, 1967; Bertin, Wilson, 1980; Wilson, Price, 1980; Bookman, 1983, 1984; Wyatt, Broyles, 1990) и связывали с интенсивным опадением завязавшихся плодов на самых ранних стадиях их развития вследствие частичной несовместимости геномов гамет при опылении поллиниями с цветков того же или близкородственного растения (Руцкий, 1967), отбора лучших, наиболее быстро развивающихся плодов (Bookman, 1983, 1984) или недостатка ресурсов (Bertin, Wilson, 1980; Wilson, Price, 1980).

Ни одной из перечисленных причин, очевидно, невозможно объяснить низкую фертильность цветков у исследованных растений *V. hirundinaria*.

У этого вида часть завязавшихся плодов также опадает, но и число завязывающихся плодов изначально крайне невелико вследствие редкости извлечения опылителями поллинариев из цветков и еще более редкого попадания поллинариев на воспринимающие поверхности рыльца. Подобное же явление описано и для двух видов *Asclepias* (Cabin et al., 1991), причем заслуживает внимания то, что процент цветков с извлеченными и опавшими в рыльцевые ямки поллиниями весьма близок к таковому у *Vincetoxicum hirundinaria*. Поэтому главной причиной низкой фертильности цветков *V. hirundinaria* мы считаем именно низкую эффективность опыления, обусловленную конструкцией цветка.

Короткотрубчатость венчика и фактически открытое положение нектарника в цветке *V. hirundinaria*, по-видимому, суть проявления специализации его к миофилии (Фегри, Пэйл, 1982). В то же время из-за короткости трубки венчика нектар оказывается достаточно легко доступным для широкого круга насекомых, состав которого различается в разных частях ареала этого вида.

В Средней Европе цветки *V. hirundinaria* регулярно посещают «осы» — Prosopis, Halictus (Apoidea), Empis (Empididae), представители Syrphidae, Muscidae и «мелкие мухи», но роль основных опылителей отводят крупным двукрылым — Empis (Kugler, 1970) или представителям Muscidae (Knuth, 1899).

Таким образом, как в Средней Европе, так и в юге-восточной Мордовии опылителями ластовня являются крупные Diptera, хотя из разных семейств (Empididae и Muscidae в Средней Европе и Tachinidae в Мордовии). По-видимому, *V. hirundinaria* специализирован к опылению именно крупными двукрылыми с мускоидным типом ротового аппарата.

Эта специализация обусловливает доступность нектара для многих видов насекомых, но чрезвычайная сложность аппарата гиностегия и механизма опыления исключает из числа опылителей многих, и при том наиболее частых, посетителей цветков. Одни из них имеют неподходящую морфологию, а другие недостаточно сильны для того, чтобы извлечь поллинарий, и остаются в цветке зажатыми в трансляторе, создавая дополнительные помехи опылению. Последнее характерно и для ряда других представителей сем. *Asclepiadaceae* s. str. (Руцкий, 1967; Kugler, 1970; Воловик, 1982). Поэтому миофильная специализация *V. hirundinaria* производит впечатление менее совершенной, чем многих видов *Apiaceae* со значительно более просто устроенными цветками.

Следовательно, сложность и изощренность структуры цветков и механизмов опыления отнюдь не всегда свидетельствуют о совершенстве реальных процессов опыления.

Крайне сложный миофильный синдром цветков *V. hirundinaria* сочетается с несовершенством его функционирования. Причину этого мы видим в том, что конструкция цветка *Asclepiadaceae* сформировалась в тропиках, где, по-видимому, возникло это семейство и где и поныне находится центр его разнообразия (Schumann, 1897). Вероятно, такая конструкция цветка достаточно хорошо обеспечивает опыление тропическими насекомыми. Внетропические ластовневые представляют собой дериват тропических форм, уж приобретших сложно устроенные цветки. Выселение в иную природную зону, очевидно, потребовало изменения спектров опылителей. Однако устоявшаяся конструкция цветка ластовневых существенно ограничила воз-

можность использовать в качестве переносчиков пыльцы представителей новой для них энтомофауны, результатом чего и является удивительное несовершенство миофилии у *V. hirundinaria.*

Поэтому сложно и, казалось бы, совершенно устроенные цветки *V. hirundinaria* и, возможно, других видов *Asclepiadaceae* s. str. целесообразно рассматривать как пример сверхспециализации в энтомофильной эволюции двудольных, существенно ограничивающей возможности адаптации к разнообразным местным энтомофаунам (Савицкий и др., 1995).

Для развития обеих листовок у *V. hirundinaria* требуется не менее двух успешных актов опыления. Вероятнее всего, это обусловлено, так же как и у *Asclepias* (Wyatt, Broyles, 1990), тем, что каждая рыльцевая ямка связана проводниковой тканью только с одним из гнезд завязи. В результате одно гнездо завязи получает пыльцевые трубки только от трех определенных рыльцевых ямок, а другое — от двух. Эти данные косвенно указывают на то, что у *Asclepiadaceae* s. str., вопреки мнению P. Endress et al. (1983), компитума нет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воловик С. В. О биоценотических связях между цинанхумом острым (*Cynanchum acutum* L.) и некоторыми насекомыми // Журн. общ. биол. 1982. Т. 43. № 5. С. 729—731.

Новиков В. С. Семейство *Asclepiadaceae* // Определитель растений Мещёры. М., 1987. Ч. 2. С. 46.

Руцкий И. А. Механизм нагрузки и выгрузки поллиниев у цветка *Asclepias cornutii* Dec. // Тр. Воронежского ун-та. 1939. Т. 11. Вып. 2. С. 63—102.

Руцкий И. А. Экология цветка ваточника. (Опыт стационарного изучения антэкологии вида.) // Тр. Бот. сада им. Б. М. Козо-Полянского. Воронеж, 1967. Т. 3. С. 1—191.

Савицкий М. Ю., Сафонов М. В., Тимонин А. К. Зоофильный синдром цветков *Asclepiadaceae* s. str. как фактор адаптации к новым условиям // Факторы таксономического и биохорологического разнообразия. СПб., 1995. С. 69.

Фегри К., Пэйл Л. ван дер. Основы экологии опыления. М., 1982. 380 с.

Bertin R. J., Wilson M. F. Effectiveness of diurnal and nocturnal pollination of two milkweeds // Can. J. Bot. 1980. Vol. 58. N 16. P. 1744—1746.

Bookman S. S. The floral morphology of *Asclepias speciosa* (*Asclepiadaceae*) in relation to pollination and a clarification in terminology for the genus // Amer. J. Bot. 1981. Vol. 68. N 5. P. 675—679.

Bookman S. S. Costs and benefits of flower abscission and fruit abortion in *Asclepias speciosa* // Ecology. 1983. Vol. 64. N 2. P. 264—273.

Bookman S. S. Evidence for selective fruit production in *Asclepias* // Evolution. 1984. Vol. 38. N 1. P. 72—86.

Cabin R. J., Ramstetter J., Engel R. E. Reproductive limitations of a locally rare *Asclepias* // Rhodora. 1991. Vol. 93. N 873. P. 1—10.

Endress P. K., Jenny M., Fallen M. E. Convergent elaboration of apocarpous gynoecia in highly advanced dicotyledons (*Sapindales, Malvales, Gentianales*) // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. N 3. P. 293—300.

Kugler H. Blütenökologie. 2. Aufl. Jena, 1970. XI. 345 S.

Knuth P. A. Handbuch der Blütenbiologie. Bd 2. Die bisher in Europa und im arktischem Gebiet gemachten blütenbiologischen Beobachtungen. T. 2. *Lobeliaceae* bis *Gnetaceae*. Leipzig, 1899. 705 S.

Lehman Ch. O. Ordnung Enzianartige, *Gentianales* // Urania Pflanzenreich. Höhere Pflanzen 2. Leipzig; Jena; Berlin, 1973. S. 198—220.

Schumann K. Asclepiadaceae // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1897. T. 4. Abt. 1-2. S. 189—306.

Wilson M. F., Price P. W. Resource limitation of fruit and seed production in some *Asclepias* species // Can. J. Bot. 1980. Vol. 58. N 20. P. 2229—2233.

Wyatt R., Broyles S. B. Reproductive biology of milkweeds (*Asclepias*): recent advances // Biological approaches and evolutionary trends in plants. London etc., 1990. P. 255—272.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова

Получено 15 XII 1995

SUMMARY

The Vincetoxicum hirundinaria flowers are pollinated by big flies only. The myophily syndrome is, however, much weaker than that of the essentially simpler flowers of the Apiaceae. The weakness is caused by excessively intricate gynostegium structure and pollination modus. Both factors greatly the set of pollination vectors and reduce the possibility to load the vector with the pollinia as well as to accept the pollinia by the stigmata, whereas the nectar is exposed for many unpolliniting visitors. Therefore, less than 5 % of flowers set fruits. Gonia and Gymnosoma (Tachinidae) are the pollination vectors in south-eastern Mordovia.

УДК 581.466 : 582.918.3 Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 5

© Э. М. Гонтарь, Т. А. Жанаева

ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ И КУЛЬТУРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *PRIMULA MACROCALYX* (*PRIMULACEAE*) В СВЯЗИ С ГЕТЕРОСТИЛИЕЙ

E. M. GONTAR, T. A. ZHANAEVA. THE FEATURES OF WILDLY GROWN AND CULTIVATED POPULATIONS OF *PRIMULA MACROCALYX (PRIMULACEAE)* CONNECTED WITH HETEROSTYLY

Primula macrocalyx — гетеростильный вид, который в разных популяциях существует в виде длинно- и короткостолбчатой форм.

Изучено 23 ценопопуляции на территории Хакасии, Горного Алтая и 6 агропопуляций в г. Новосибирске. Установлено, что соотношение гетеростильных форм изменяется в зависимости от условий обитания. В ценопопуляциях *P. macrocalyx* в сообществах с нормальным увлажнением доминировала короткостолбчатая форма, а в сообществах с недостаточным увлажнением — длинностолбчатая. Различия по показателям семенной продуктивности между гетеростильными формами оказались малодостоверными. Короткостолбчатая форма отличалась от длинностолбчатой большим содержанием флавонолов в тычинках.

Естественные популяции гетероморфных видов рода *Primula* L. представлены гетеростильными, длинно- и короткостолбчатыми формами (Дарвин, 1948; Casper, Charnov, 1982; Фегри, Пэйл, 1982; Айала, 1984; Piper, Charlesworth, 1984; Гонтарь, 1988, 1990).

Длинностолбчатая форма цветка имеет длинный столбик, короткие тычинки, крупные клетки рыльца, мелкие пыльцевые зерна. У короткостолбчатой формы — короткий столбик, тычинки расположены под рыльцем, мелкие клетки рыльца, крупные пыльцевые зерна (Дарвин, 1948; Айала, 1984).

В популяциях видов рода примула происходит в основном перекрестное опыление между разностолбчатыми особями, поэтому соотношение их должно быть приблизительно одинаковым (Айала, 1984; Берг, 1993).

Известно, что у видов примул, произрастающих в разных условиях, соотношение разностолбчатых форм может нарушаться в сторону увеличения одной из форм (Casper, Charnov, 1982). Кроме того, в больших выборках природных популяций может встречаться третья разностолбчатая форма (Дарвин, 1948; Piper, Charlesworth, 1984). В популяциях *Primula veris* L. и *P. vulgaris* Huds. соотношение форм было почти одинаковым: 53 К (короткостолбчатых) и 47 Д (длинностолбчатых) (Дарвин, 1948). В естественных популяциях *P. pallasii* Lehm. соотношение форм изменялось в зависимости от условий обитания (Гонтарь, 1990). Так, в условиях подгольцового пояса на субальпийском лугу и в кедрово-пихтовой редине соотношение короткостолбчатых (52 %) и длинностолбчатых (48 %) особей было почти одинаковым; на зарастающих курумах длинностолбчатых особей насчитывалось больше (57 %), чем короткостолбчатых; в гольцовом поясе в ерниковой тундре численность короткостолбчатых особей составила 66 %, т. е. увеличилась вдвое по сравнению с численностью длинностолбчатых особей (34 %).

В популяциях *P. macrocalyx* Bunde соотношение форм было почти одинаковым

только в 4 популяциях из 14 исследованных, еще в 4 популяциях доминировала длинностолбчатая форма, и в 6 — короткостолбчатая (Гонтарь, Пшеничкина, 1987; Гонтарь, 1988).

Известно, что при перекрестном опылении у длинно- и короткостолбчатых особей в популяциях *P. veris* и *P. vulgaris* образуется одинаковое число семян (Дарвин, 1948; Piper, Charlerworth, 1984).

Нашими исследованиями, проведенными ранее в популяциях *P. pallasii* и *P. macrocalyx*, было установлено, что гетеростильные особи по показателям семенной продуктивности достоверно не различаются (Гонтарь, 1988, 1990).

Между гетеростильными формами существуют не только морфологические, но и физиологические различия. Считается, что реакция самонесовместимости связана с наличием в репродуктивных органах специфических веществ — флавонолов, тритерпеновых гликозидов, специфических белков и др. (Moewus, 1950; Линевич, 1979; Shivanna et al., 1981; Турсунов, Матюнина, 1982; Carraro et al., 1985). Длинностолбчатые цветки у *Forysthia* имеют пыльцу, содержащую флавоноловый гликозид кверцитрин, а пыльца короткостолбчатых особей содержит флавоноловый гликозид рутин. При перекрестном опылении тормозящее действие этих веществ снимается присутствием в тканях рыльца специфического фермента гликозидазы (Moewus, 1950).

Предлагаемая работа обобщает результаты исследования гетеростильных форм *Primula macrocalyx* в природных популяциях Хакасии и Горного Алтая и в культурных популяциях, созданных в г. Новосибирске.

Задачи исследования — изучение структуры ценопопуляций *P. macrocalyx* в разных точках ареала и в культуре по соотношению гетеростильных форм; сравнительный анализ элементов семенной продуктивности гетеростильных форм в агроценопопуляциях; определение содержания флавонолов в разных органах и частях цветка гетеростильных форм в культурных и естественных популяциях.

Материал и методика

Изучено 15 ценопопуляций на территории Хакасии, 8 ценопопуляций в Горном Алтае и 6 агроценопопуляций, созданных в Центральном сибирском ботаническом саду (ЦСБС) в г. Новосибирске. Под ценопопуляцией мы понимаем совокупность особей вида, произрастающих в данном фитоценозе. Агропопуляция — это совокупность особей вида, произрастающих в агрофитоценозе.

Изученные ценопопуляции (*1—29*).

Хакасия (*1—15*). Настоящий суходольный луг: *1* — злаково-разнотравный (Орджоникидзевский р-н, д. Копьево), *2* — то же (д. Большой Сютик); лесной суходольный луг: *3* — разнотравно-осоковый (Ширинский р-н, ст. Шира), *4* — кустарниково-разнотравный (ст. Шира), *5* — кустарниково-разнотравно-осоковый (д. Копьево), *6* — разнотравно-осоковый (Боградский р-н, с. Боград); мелколиственный лес: *7* — березняк кустарниково-разнотравно-осоковый (пос. Шира), *8* — березняк разнотравный (Ширинский р-н, пос. Туим), *9* — лиственнично-березовый (Боградский р-н, пос. Катюшкино), *10* — березняк кустарниково-осоково-разнотравный (пос. Сонский), *11* — березняк кустарниково-разнотравно-осоковый (д. Копьево); светлохвойный лес: *12* — березово-лиственничный осоково-разнотравный (пос. Туим), *13* — лиственничник крупнотравный (ст. Шира), *14* — лиственничник парковый разнотравный (Ширинский р-н, пос. Топаново), *15* — сосняк разнотравный (Ширинский р-н, пос. Колодезный).

Горный Алтай (*16—23*). Лесной суходольный луг: *16* — кустарниково-разнотравный (Усть-Канский р-н, пос. Кырлык), *17* — разнотравный (Алтайский р-н, пос. Куяган), *18* — разнотравно-злаковый (Майминский р-н, пос. Еланда); мелколиственный лес: *19* — лиственнично-березовый разнотравный (Шебалинский р-н, пос. Улус-Черга), *20* — березняк разнотравный (пос. Верхняя Кукуя); светлохвойный лес: *21* — лиственничник разнотравный (с. Шебалино), *22* — сосняк папоротниково-разнотравный (пос. Усть-Сема), *23* — березово-осиновый осоково-разнотравный (пос. Усть-Сема).

Новосибирск (агроценопопуляции *24—29*; приведены места происхождения семян). Лесной суходольный луг: *24* — кустарниково-разнотравно-осоковый (д. Копьево), *25* — разнотравно-осоковый (с. Боград), *26* — кустарниково-разнотравный (ст. Шира), *27* — кустарниково-осоково-разнотравный (пос. Сонский); светлохвойный лес: *28* — березово-лиственничный осоково-разнотравный (пос. Туим), *29* — лиственничник разнотравный (пос. Топаново).

Классификация фитоценозов принята по А. В. Куминовой (1960, 1976). Для определения соотношения гетеростильных форм в разных цено- и агроценопопуляциях просматривали 100—550 средневозрастных генеративных особей в фазе цветения. Учитывали коротко-, длинно- и равностолбчатые.

Гетеростильные растения собирали в фазе пыления, расчленяли и в свежем виде фиксировали в этаноле. В Хакасии растения собирали в лесном суходольном разнотравно-осоковом лугу (популяция ***3***), на Алтае — в лесном суходольном кустарниково-разнотравном лугу (популяция ***16***). В культуре (в агроценопопуляциях, созданных в г. Новосибирске на территории Центрального сибирского ботанического сада) анализировали 3-летние растения, выращенные из семян ширинской популяции ***3*** (собранных в Хакасии). Качественный состав флавонолов также определяли у гетеростильных растений ширинской популяции.

Анализ элементов семенной продуктивности проводили на 25—30 особях каждой гетеростильной формы. В агроценопопуляциях использовали гетеростильные особи 3-летнего возраста, именно в этом возрасте они достигали максимальной продуктивности и в том числе семенной. Потенциальную семенную продуктивность определяли числом семяпочек, реальную — числом сформированных семян на генеративный побег, коэффициент продуктивности — отношением показателей реальной семенной продуктивности к потенциальной, выраженной в процентах. Разница в показателях элементов семенной продуктивности у гетеростильных форм считалась достоверной при значении критерия достоверности $t > 3$ (Лакин, 1968 : 255).

Анализ на содержание флавонолов в органах и частях цветка длинно- и короткостолбчатых особей проводили по методике В. Г. Минаевой с соавт. (1967). Качественный состав флавонолов исследовали методом двумерной хроматографии на бумаге; при этом использовали систему растворителей: I направление (ось ординат) — муравьиная кислота—уксусная кислота—вода в соотношении 10 : 2 : 3, II направление (ось абсцисс) — уксусная кислота—вода—соляная кислота в соотношении 15 : 82 : 3. Хроматограммы обрабатывали спиртовым раствором хлористого алюминия и пятна флавонолов обнаруживали по желто-зеленой флюоресценции в ультрафиолетовом свете.

Результаты и их обсуждение

Соотношение гетеростильных форм в обследованных ценопопуляциях было разным (табл. 1). В ценопопуляциях ***3, 7, 11—14, 16—21*** доминировала короткостолбчатая форма; в ценопопуляциях ***4, 5, 8—10*** частота встречаемости длинно- и короткостолбчатой форм оказалась почти равной. Длинностолбчатая форма доминировала в ценопопуляциях ***1, 2, 15, 22, 23***. Из 23 дикорастущих ценопопуляций *P. macrocalyx* 17 приурочены к формациям лесного суходольного луга, березовых, смешанных и лиственничных лесов. В этих сообществах доминировала короткостолбчатая форма или соотношение длинно- и короткостолбчатых форм было почти одинаковым. В условиях настоящего суходольного луга и в сосновом лесу доминировала длинностолбчатая форма.

В агроценопопуляциях (г. Новосибирск) доминировала короткостолбчатая форма (табл. 1). В условиях культуры 25 особей короткостолбчатой формы в потомстве дали 53 % особей с коротким столбиком, 32 % особей с длинным столбиком и 15 % особей равностолбчатой формы. 25 особей длинностолбчатой формы в потомстве дали 63 % короткостолбчатой, 33 % длинностолбчатой и 4 % равностолбчатой формы.

Сравнительный анализ гетеростильных форм *P. macrocalyx*, произрастающего в разных фитоценозах, показал, что длинно- и короткостолбчатые формы по показателям семенной продуктивности достоверно не различаются ($t < 3$) (табл. 2).

В условиях культуры гетеростильные формы *P. macrocalyx*, выращенного из семян, собранных в этих же ценозах, также не различались по основным показателям семенной продуктивности (табл. 3). Исключение составила ценопопуляция ***1*** (ширин-

ТАБЛИЦА 1

Численность разностолбчатых форм в популяциях *Primula macrocalyx*

Ценопопуляция	Число исследованных особей	Численность, %			Ценопопуляция	Число исследованных особей	Численность, %		
		Д	К	Р			Д	К	Р
Хакасия					Горный Алтай				
1	500	60	40		*16*	230	44	56	
2	320	59	41		*17*	130	41	59	
3	450	40	60		*18*	179	35	65	
4	120	49	46	5	*19*	262	45	55	
5	370	52	48		*20*	130	40	60	
6	130	60	40		*21*	190	41	59	
7	170	45	55		*22*	125	56	44	
8	210	47	53		*23*	178	60	40	
9	374	48	52		Новосибирск				
10	310	48	52		*24*	138	34	66	
11	430	30	70		*25*	130	40	60	
12	533	42	58		*26*	190	38	52	10
13	204	43	57		*27*	210	43	57	
14	304	44	56		*28*	110	27	63	10
15	113	63	37		*29*	120	21	74	5

Примечание. Формы: Р — равностолбчатая, Д — длинностолбчатая, К — короткостолбчатая.

ТАБЛИЦА 2

Семенная продуктивность гетеростильных форм *Primula macrocalyx* в разных фитоценозах

Сообщества	Число				Семенная продуктивность		
	на 1 побег		на 1 плод		П	Р	К
	цветков	плодов	семяпочек	семян			
Луг кустарниково-разнотравный (ст. Шира)	6.2±0.2 / 6.3±0.3 $t = 0.28$	5.4±0.3 / 5.9±0.3 $t = 1.19$	42.6±0.7 / 44.4±0.6 $t = 1.96$	40.8±0.9 / 43.0±0.7 $t = 1.75$	264 / 243	220 / 222	83.0 / 91.0
Лес лиственнично-березовый осоково-разнотравный (пос. Катюшкино)	8.5±0.6 / 9.4±0.5 $t = 1.15$	7.1±0.5 / 7.6±0.6 $t = 0.64$	39.6±0.8 / 41.0±0.7 $t = 1.32$	37.2±1.0 / 38.0±1.2 $t = 0.51$	337 / 385	264 / 289	78.0 / 75.0
Лиственничник редкостойный крупнотравный (пос. Топаново)	7.2±0.7 / 7.3±0.6 $t = 0.11$	4.3±0.6 / 4.9±0.2 $t = 0.95$	36.4±1.3 / 32.3±1.8 $t = 1.85$	31.6±0.6 / 26.4±1.1 $t = 4.16$	262 / 236	138 / 156	53.0 / 66.0
Березняк разнотравно-осоковый (с. Боград)	7.9±0.5 / 6.6±0.5 $t = 1.69$	4.5±0.5 / 3.2±0.3 $t = 2.24$	55.8±2.5 / 50.6±3.0 $t = 1.33$	49.3±2.0 / 44.4±2.7 $t = 1.46$	442 / 342	222 / 143	50.0 / 42.0

Примечание. Здесь и в табл. 3: над чертой — данные для длинностолбчатых особей, под чертой — для короткостолбчатых; семенная продуктивность: П — потенциальная, Р — реальная, К — коэффициент продуктивности; t — критерий достоверности.

ТАБЛИЦА 3

Семенная продуктивность гетеростильных форм *Primula macrocalyx* из семян разных популяций в культуре

Сообщества	Число				Семенная продуктивность		
	на 1 побег		на 1 плод		П	Р	К
	цветков	плодов	семяпочек	семян			
Луг кустарниково-разнотравный (ст. Шира)	9.0±0.6 / 11.0±0.5	8.0±0.6 / 10.0±0.6	43.0±1.6 / 54.7±1.0	37.0±1.6 / 44.0±1.2	387 / 594	344 / 440	80.0 / 75.0
	t = 2.56	t = 2.35	t = 6.4	t = 4.22			
Лес лиственнично-березовый осоково-разнотравный (пос. Катюшкино)	12.0±0.5 / 14.1±0.7	10.5±0.6 / 11.4±0.5	51.2±0.9 / 54.0±1.2	34.0±0.7 / 36.3±0.6	612 / 756	340 / 396	55.0 / 52.0
	t = 2.38	t = 1.28	t = 1.87	t = 2.50			
Лиственничник редкостойный крупнотравный (пос. Топаново)	10.0±0.7 / 9.0±0.5	8.0±0.5 / 7.3±0.4	39.2±2.4 / 45.4±3.1	28.3±1.4 / 26.0±0.4	390 / 405	224 / 182	57.0 / 45.0
	t = 1.16	t = 1.03	t = 1.58	t = 1.08			
Березняк разнотравно-осоковый (с. Боград)	11.0±0.8 / 13.0±0.9	9.0±0.4 / 10.2±0.6	28.0±3.3 / 25.4±2.3	16.3±2.3 / 18.0±2.0	308 / 325	144 / 198	46.0 / 60.0
	t = 1.67	t = 1.07	t = 0.66	t = 0.55			

ская), в которой короткостолбчатые особи образовали большее число семяпочек и семян, чем длинностолбчатые особи.

Известно, что растения очень многих видов во всех органах содержат флавоноидные соединения (Wiermann, 1968, 1969; Минаева, 1978).

P. macrocalyx содержит флавонолы в различных органах (табл. 4). Незначительное количество их обнаружено в цветоносах и пестиках. Большое количество флавонолов содержится в чашечке цветка и в тычинках в фазу пыления. В листьях и чашечке цветка *P. macrocalyx*, произрастающего на Алтае, содержится флавонолов больше, чем в тех же органах растений, собранных в Хакасии и г. Новосибирске, в культуре. На Алтае длинностолбчатая форма растений накапливала флавонолов в листьях больше, чем короткостолбчатая. В Хакасии и г. Новосибирске растения разных гетеростильных форм накапливали одинаковое количество флавонолов в

ТАБЛИЦА 4

Содержание флавонолов в гетеростильных формах *Primula macrocalyx*

Органы растения и части цветка	Содержание флавонолов, мг/г$_{сыр. вещ.}$								
	Хакасия			Алтай			Новосибирск		
	Д	К	t	Д	К	t	Д	К	t
Листья	3.5±0.2	3.6±0.1	0.6	7.3±0.6	5.0±0.4	3.2	3.3±0.4	2.4±0.2	1.3
Цветоносы	1.7±0.1	1.4±0.1	1.8	1.1±0.1	1.2±0.1	0.5	0.7±0.0	0.6±0.002	1.1
Чашечка	10.1±0.8	9.8±0.9	0.1	11.5±0.6	12.2±0.6	0.9	8.0±0.5	10.0±1.5	1.1
Тычинки	12.0±0.7	15.8±0.8	3.5	3.7±0.4	7.7±0.5	6.6	5.9±0.1	9.1±0.2	14.7
Пестик	0.2±0.03	0.3±0.001	0.1	0.8±0.006	0.7±0.04	0.2	0.9±0.03	0.7±0.04	0.3
Венчик	7.3±0.7	8.5±0.6	1.1	5.6±0.3	6.0±0.1	1.2	4.4±0.3	4.5±0.4	

Примечание. Формы: Д — длинностолбчатая, К — короткостолбчатая, t — критерий достоверности.

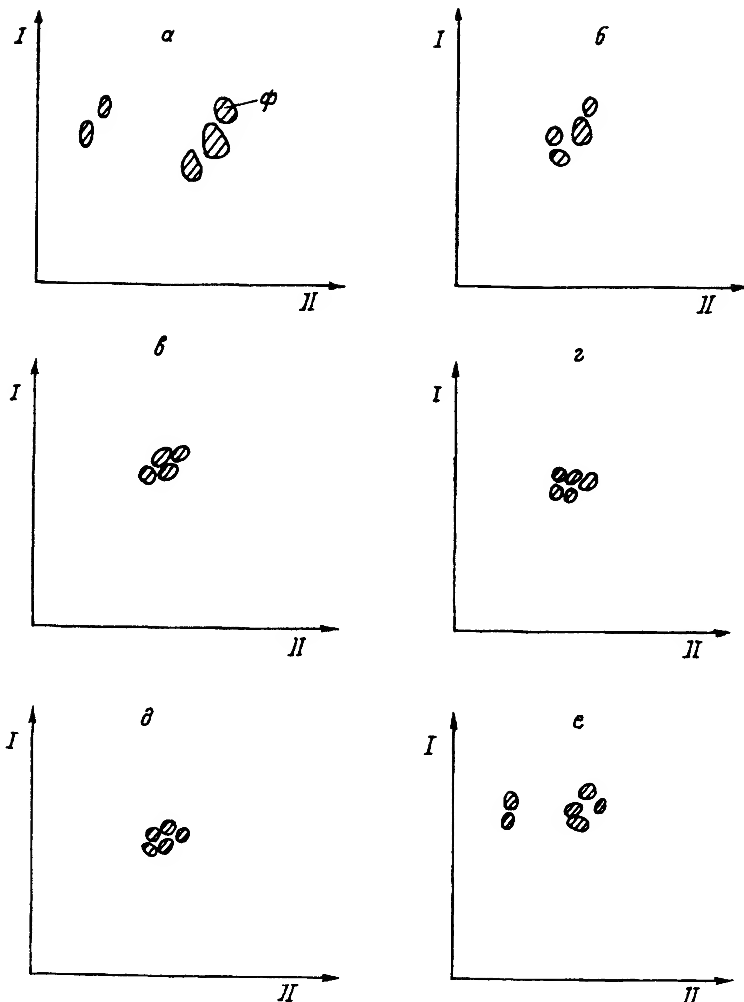


Схема двумерной хроматограммы экстрактов листьев и частей цветка.

I направление — уксусная кислота—муравьиная кислота—вода, 10 : 2 : 3; II направление — уксусная кислота—вода—соляная кислота, 15 : 83 : 3. *а* — листья, *б* — цветоносы, *в* — пестик, *г* — тычинки, *д* — венчик, *е* — чашечка; *ф* — пятна флавонолов.

листьях. Во всех 3 местах наблюдения гетеростильные особи в листьях, цветоносах, чашечке, пестике и венчике цветка накапливали почти одинаковое количество флавонолов. В тычинках короткостолбчатой формы количественное содержание флавонолов было больше, чем у длинностолбчатой формы.

Анализ данных, полученных методом двумерной хроматографии на бумаге, показал, что в различных органах растений *P. macrocalyx* содержится 4—6 компонентов флавонолов (см. рисунок). Так, наибольшим числом компонентов отличается чашечка цветка (см. рисунок, *е*). По 5 компонентов обнаруживается в экстрактах венчиков, тычинок и листьев (см. рисунок, *а, г, д*). Из экстрактов пестиков и цветоносов выделено по 4 компонента (см. рисунок, *б, в*).

Набор компонентов флавонолов в исследуемых органах и частях цветка у гетеростильных форм оказался одинаковым.

Таким образом, в результате изучения 29 цено- и агроценопопуляций *Primula macrocalyx* установлено, что в 12 доминировала короткостолбчатая форма, в 5 —

длинностолбчатая, в 5 — частота встречаемости обеих форм была почти одинаковой. В культурных популяциях доминировала короткостолбчатая форма. В некоторых цено- и агроценозах встречалась равностолбчатая форма. В преобладающем большинстве цено- и агроценопопуляций длинностолбчатая и короткостолбчатая формы продуцируют одинаковое число цветков, плодов, семян и семяпочек.

Короткостолбчатая форма отличается от длинностолбчатой большим количеством флавонолов в тычинках.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику. М., 1984. 230 с.

Берг Р. Л. Генетика и эволюция. Новосибирск, 1993. 281 с.

Гонтарь Э. М. Характеристика ценопопуляций *Primula macrocalyx* (*Primulaceae*) в связи с гетеростилией // Бот. журн. 1988. № 1. С. 90—97.

Гонтарь Э. М. Примула Палласа — *Primula pallasii* Lehm. // Биологические основы охраны редких и исчезающих растений Сибири. Новосибирск, 1990. С. 159—179.

Гонтарь Э. М., Пшеничкина Ю. А. Семенная продуктивность первоцвета крупночашечного // Бюл. ГБС. 1987. Вып. 144. С. 87—91.

Дарвин Ч. Различные формы цветов у растений одного и того же вида (1877) // Соч. М.; Л., 1948. Т. 7. С. 41—251.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 416 с.

Куминова А. В. Растительный покров Хакасии. Новосибирск, 1976. 421 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1968. 287 с.

Линевич Л. И. Лектины и углевод-белковое узнавание на разных уровнях организации живого // Усп. биол. хим. 1979. Т. 20. С. 71—94.

Минаева В. Г. Флавоноиды в онтогенезе растений. Новосибирск, 1978. 253 с.

Минаева В. Г., Волхонская Т. А., Валуцкая А. Г., Киселева А. В. О количественном определении флавоновых веществ в растениях // Полезные растения природной флоры Сибири. Новосибирск, 1967. С. 273—278.

Турсунов Д. Ю., Матюхина Т. Е. Локализация тритерпеновых гликозидов в генеративных органах некоторых сапониноносных растений Средней Азии // ДАН УзССР. 1982. № 1. С. 41—42.

Фегри К., Пэйл Л. ван дер. Основы экологии опыления. М., 1982. 357 с.

Carraro L., Lombardo G., Gerola F. M. Electron-cytocemical localization of peroxidase in self- and cross-pollinated styles of *Primula acaulis* // Cariologia. 1985. Vol. 38. N 1. P. 83—94.

Casper B. B., Charnov E. L. Sex allocation in heterostylous plants // J. Theor. Biolog. 1982. Vol. 96. N 2. P. 143—149.

Moewus F. Zur Physiologie und Biochemie der Selbststerilitat bei *Forysthia* // Biologisches Zentralblatt. 1950. Bd 69. N 1. S. 81—197.

Piper J. G., Charlesworth D. A. A high rate of self fertilization and increased seed fertility of homostyle primroses // Nature. 1984. Vol. 310. N 597. P. 50—51.

Shivanna K. R., Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison V. Heterostyly in *Primula*. 2. Site of pollen inhibition and effect of pistil constituents on compatible and incompatible pollen tube growth // Protoplasma. 1981. Vol. 107. N 3—4. P. 319—337.

Wiermann R. Untersuchungen zum Phenylpropanstoffwechsel des Pollens. 1. Ubersicht über die bei Gymnospermen und Angiospermen isolierten flavonoiden Verbindungen // Ber. Dtsh. Bot. Ges. 1968. Bd 81. S. 13—16.

Wiermann R. Über die Veranderungen des Flavonol und Anthocyanningeheltes warend der Mikrosporogenese // Planta. 1969. Bd 88. N 4. S. 311—320.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 6 XII 1995

SUMMARY

Primula macrocalyx is a heterostylous species. Long-styled and a short-styled forms are recognised. 23 coenotic populations from Hakasia, Mountain Altai and 6 agrocoenotic populations from Novosibirsk were examined. The proportion of heterostylous and homostylous forms is found

to be dependent on the environmental conditions. The short-styled form of *P. macrocalyx* predominates in the communities with the normal moistening, the long-styled from predominates in the communities with insufficied moistening. There was, however, no statistical difference in the seed productivity between heterostylous forms. The content of flavonols was higher in the stamens of the short-styled form than in the long-styled form.

УДК 581.55 (571.1) Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 5

© Э. А. Ершова

О СВОЕОБРАЗНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ КОМПЛЕКСАХ СЕВЕРНОЙ КУЛУНДЫ (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)

E. A. YERSHOVA. ON THE PECULIAR VEGETATION COMPLEXES OF NORTHERN KULUNDA (WEST SIBERIA)

Проведена детальная геоботаническая характеристика своеобразных растительных комплексов, впервые описанных в северной Кулунде. Выявлено их распространение в исследуемом районе, степень антропогенной нарушенности, предложены меры охраны.

При изучении растительности степной зоны Западной Сибири были описаны (Намзалов и др., 1989) совершенно оригинальные почвенно-растительные комбинации на межгривных пространствах Баган-Карасукского междуречья (северная Кулунда), условно названные «медальонами». Учитывая их неизученность, высокую степень нарушенности и ограниченное распространение, нами был собран дополнительный материал для выявления их фитоценотического и флористического разнообразия, пространственной структуры и современного состояния. Всего сделано и проанализировано 52 полных геоботанических описания конкретных фитоценозов.

Цель настоящей работы — дать характеристику этих растительных комбинаций, уточнить ареал, выявить степень антропогенной нарушенности и определить пути их охраны.

Район исследований (рис. 1), согласно геоботаническому районированию Е. В. Вандакуровой (1950), относится к степно-озерному Карасукскому району лесостепного подокруга Кулундинской степи. Рельеф исследуемой территории представляет собой открытую увалистую депрессию, абсолютные отметки которой не превышают 150 м. Его характерной особенностью является развитие лощин, представляющих собой древнюю сеть эрозионных борозд гидрографической системы, заполненных песчано-галечными отложениями, и наличие большого количества озер разной степени минерализации. Климат резко континентальный; основным лимитирующим фактором, как и для всей степной зоны, является количество атмосферных осадков, распределение которых очень неравномерно как по временам года, так и по территории. Почвенный покров неоднородный и представляет собой сложную мозаику различных почвенных типов. На выровненных пространствах преобладают южные черноземы, часто в комплексе со столбчатыми солонцами; в низинах — комплексы корковых солонцов, солончаков и осолоделых почв.

Растительный покров также неоднородный. Район исследований расположен в ковыльно-кипцовой зоне лесостепи (по: Крылов, 1916, 1919) или в разнотравно-типчаково-ковыльной (по: Вандакурова, 1950), где ландшафтную роль играют типчаково-ковыльные степи. Они занимают повышенные элементы рельефа. Но в настоящее время основные площади их распаханы. Целинные степи сохранились лишь вблизи населенных пунктов и на пахотонепригодных участках. Травостой их нарушен выпасом и представлен различными стадиями пастбищной дигрессии. Замкнутые блюдцеобразные понижения, располагающиеся обычно по выровненным и повышен-



Рис. 1. Район работ.
a — распространение медальонов.

ным элементам рельефа на почвах осолоделого типа и солодях, заняты березовыми колками. Структура и размеры их связаны с морфоструктурой западин. В более глубоких понижениях обычно формируются алапные колки, в центре которых встречаются небольшие болота, окруженные зарослями ивовых кустарников. Для мелких западин характерны довольно однородные березовые насаждения. По периферии озер, берегам речек и в низинах на солонцово-солончаковых почвах растительность представлена ячменевыми, лисохвостовыми, бескильницевыми лугами и солянковыми группировками. Довольно часто по окраинам озер встречаются тростниковые заросли.

Выровненные межгривные понижения и лощины заняты комплексной растительностью, представленной типчаковыми, бескильницевыми и полынными сообществами, чередующимися иногда с мятликовыми, реже пырейными и лисохвостовыми. На фоне этой растительности по микроповышениям нередко встречаются пятна разнотравных луговых степей («медальоны»). Вместе с фоновой растительностью они создают своеобразные самобытные ландшафты в северной Кулунде, описания которых до настоящего времени нам неизвестны.

Медальоны имеют дискретные границы и в виде темно-серых пятен хорошо дешифруются на аэрофотоснимках масштаба 1 : 10 000. Чаще всего они имеют округлую или эллипсовидную, реже другую форму. По внешнему облику, особенно в период цветения преобладающих видов разнотравья, они напоминают пышные городские клумбы, переливающиеся яркими красками на фоне довольно однотонной растительности. Размеры их небольшие, площадь отдельных медальонов колеблется от 20 до 200 м^2, высота травостоя — 30—50 см.

Травостой чаще всего 1-ярусный с 2—3 подъярусами, но для некоторых медальонов, особенно нарушенных выпасом, характерно наличие кустарников, которые иногда формируют кустарниковый ярус (*Spiraea hypericifolia*,[1] *S. media*, *Rosa acicularis*). Ненарушенные или слабонарушенные сообщества характеризуются хорошо развитым травостоем (проективное покрытие 95—100 %) и флористическим разнообразием. Видовая насыщенность ценозов колеблется в пределах 25—40 видов высших растений, в среднем составляет 28 (см. таблицу). Общее количество видов, зарегистрированных на медальонах, достигает 150.

[1] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

Флористический состав медальонов и обилие видов (в баллах)

Высота основной массы травостоя, см	35	30	30	30	35	40	35	40	35	35
Проективное покрытие, %	100	95	95	95	100	100	100	100	100	95
Виды	Номер описания									
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*
Phlomis tuberosa	3	3	4	3	5	5	3	4	4	4
Festuca pseudovina	4	5	3	3	2	3	3	4		4
Filipendula vulgaris	1	5	4	5	5	4	2	3		4
Fragaria viridis	1	1	5	4	3	3		4	1	4
Poa angustifolia	1	1	3	2	3	4	4		1	3
Lathyrus tuberosus		2	1	1	2	1	1	1		4
Phleum phleoides	1	2	2	3	3	1	3	4		
Potentilla chrysantha		1	2	1	2	1	2	1		2
Artemisia dracunculus	2	1	4		1	2	1	3		
Calamagrostis epigeios	1		3	1	1	1			4	4
Carex praecox	3		3	3	2	3			3	4
Potentilla argentea		1	1		1	1	3	1		3
Salvia stepposa	1	2	3	3	3	3	1			
Stipa pennata	5	3	3	3	4	2			1	
Artemisia nitrosa	2		3	1	3		2		1	
Elytrigia repens		3	3	1			4	4	4	
Eryngium planum		1	1	1	1		1	1		
Galium verum	1	1		3	1	2	1			
Lavatera thuringiaca	1		3			2	4	4		3
Puccinellia tenuissima	1		2	2	1		1		2	
Achillea millefolium			1	1	2			3	1	
A. nobilis	1	1	1	1	1					
Artemisia glauca	3		2		1	2		1		
Carduus nutans	1				1	1	1	1		
Lathyrus pratensis		1		1	1		1			3
Lithospermum officinale			1		1			1	1	1
Peucedanum morisonii		1	3	1					4	1
Spiraea hypericifolia	1		1	1	1	1				
Stellaria graminea	1	1		1	1	2				
Thymus marschallianus	1	1		3	1	3				
Vicia cracca		1	1	1					1	1
Artemisia latifolia		1	1	1					1	
Veronica spicata		1	1	1	1					
Carduus crispus				1			1		1	1
Achyrophorus maculatus		2		1	2					
Centaurea scabiosa		1	1	1						
Galatella biflora				3			3	2		
Koeleria cristata			1		1	1				
Medicago falcata		1		1			2			
Nonea pulla	1		1		1					
Plantago media			1		1			1		
P. urvillei			1	1						2
Rosa acicularis			1		1					2
Senecio integrifolius				1	1	1				
Veronica spuria								1	1	1
Artemisia austriaca			1						1	
A. gmelinii	1	1								
A. rupestris		1	1							
Berteroa incana							1			1
Bromopsis intermis			1				3			
Filipendula stepposa			1							1
Hieracium echioides								1		1

Продолжение таблицы

Высота основной массы травостоя, см	35	30	30	30	35	40	35	40	35	35
Проективное покрытие, %	100	95	95	95	100	100	100	100	100	95
Виды	Номер описания									
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*
Inula britannica							1	1		
I. salicina			1	1						
Odontites vulgaris							1	1		
Picris echioides							1		1	
Potentilla bifurca			1					1		
Sedum telephium								1	1	
Seseli libanotis			1	1						
Stipa capillata								3	3	

Примечание. Кроме того, только в одном описании отмечены следующие виды: с обилием 3 — *Euphorbia waldsteinii* (оп. *10*); с обилием 1 — *Anemone sylvestris (2), Artemisia commutata (1), A. macrantha (4), A. vulgaris (7), Astragalus danicus (2), Campanula sibirica (7), C. wolgensis (5), Crepis tectorum (7), Cnidium dubium (7), Dracocephalum nutans (7), Erigeron acris (7), Glycyrrhiza uralensis (4), Iris ruthenica (5), Lactuca sibirica (7), Leonurus tataricus (3), Melilotus officinalis (7), Oxytropis pilosa (2), Ranunculus polyanthemos (4), Rumex confertus (3), Scabiosa ochroleuca (2), Scorzonera purpurea (4), Senecio erucifolius (6), Silene repens (7), Thalictrum simplex (2), Valeriana officinalis (6)*.

Все описания сделаны в Краснозерском р-не Новосибирской обл.: *1* — описание 18Е, 22 VI 1988, окр. с. Колыбелька; *2* — оп. 25Е, 23 VI 1988, там же; *3* — оп. 16Е, 24 VI 1993, окр. с. Веселовское; *4* — оп. 14Е, 23 VI 1993, там же; *5* — оп. 4Е, 23 VI 1993, там же; *6* — оп. 8Е, 23 VI 1993, там же; *7* — оп. 18Е, 19 VIII 1995, окр. с. Нижнечеремошное; *8* — оп. 16Е, 19 VIII 1995, там же; *9* — оп. 14Е, 18 VIII 1995, окр. с. Лотошное; *10* — оп. 3Е, 15 VIII 1995, окр. с. Новый Баганенок.

Фитоценотический спектр медальонов представлен преимущественно разнотравными луговыми степями с доминированием *Phlomis tuberosa*, *Filipendula vulgaris*, *Peucedanum morisonii*, *Fragaria viridis*, *Artemisia dracunculus*, *Lavatera thuringiaca*, реже — злаковыми с абсолютным господством *Calamagrostis epigeios*. Флористический состав их довольно постоянный, но обилие отдельных видов сильно варьирует в зависимости от погодных условий и степени антропогенной нарушенности. К постоянным видам, встречаемость которых превышает 60 %, относятся *Festuca pseudovina*, *Phleum phleoides*, *Poa angustifolia*, *Stipa pennata*, *Lathyrus tuberosa*, *Fragaria viridis*. Высоким постоянством и обилием характеризуются *Carex praecox*, *Elytrigia repens*, *Salvia stepposa*, *Galium verum*, *Galatella biflora*, *Artemisia glauca*, *Thymus marschallianus*, *Potentilla chrysantha*. Довольно постоянно, но с небольшим обилием встречаются *Lythospermum officinale*, *Eryngium planum*, *Lathyrus pratensis*, *Carduus nutans*. Часто в составе травостоя отмечены нехарактерные виды, такие как *Lactuca sibirica*, *Solanum nigrum*, *Leonurus tataricus*. Присутствие и обилие их можно объяснить степенью нарушенности как самого сообщества, так и окружающей его естественной растительности, либо наличием вблизи посевов. Из группы растений, занесенных в книгу «Редкие и исчезающие растения Сибири» (1980), здесь отмечены *Stipa pennata*, *Filipendula vulgaris*, *Glycyrrhiza uralensis*.

Для сообществ характерны разногодичные и сезонные флуктуации. В зависимости от погодных условий меняется обилие господствующих видов. В более сухие годы преобладают ксерофильные виды (*Salvia stepposa*, *Artemisia dracunculus*, *Filipendula vulgaris*, *Peucedanum morisonii*), во влажные — мезоксерофильные (*Phlomis tuberosa*, *Fragaria viridis*, *Stipa pennata*, *Calamagrostis epigeios*). В свою очередь в зависимости от ритмов развития преобладающих видов в течение вегетационного периода постоянно происходит смена аспектов травостоя. Наиболее красочны медальоны в начале лета. Спектр окраски их меняется от белого до синего. Во второй половине лета декоративность исчезает и сохраняются лишь отдельные блестки разного цвета от

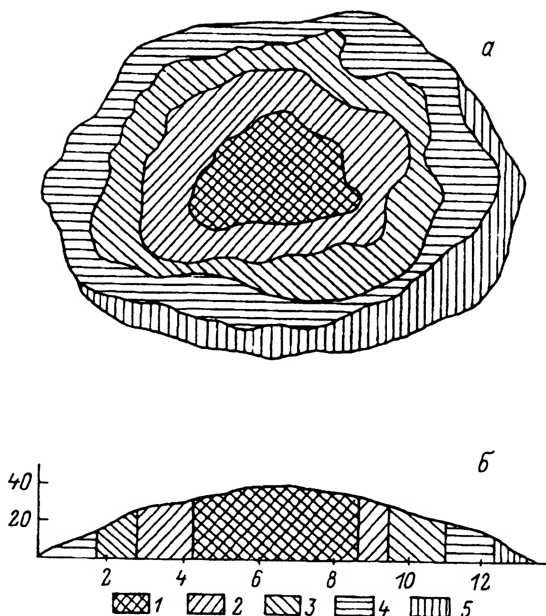


Рис. 2. Пространственная структура медальона.

а — горизонтальная, *б* — вертикальная. Микропояса: *1* — разнотравный лугово-степной; *2* — разнотравно-дерновиннозлаковый; *3* — злаковый мелкодерновинный; *4* — полынный, бескильницево-полынный; *5* — пырейный, лисохвостово-пырейный. По оси абсцисс — длина медальона, м; по оси ординат — высота медальона, см.

более поздноцветущих видов (*Lathyrus tuberosa*, *Veronica spicata*, *Galatella biflora*, *Scabiosa ochroleuca*, *Solidago virgaurea*).

Входя в состав топологического комплекса, медальоны сами по себе имеют специфическую для данных ландшафтов пространственную структуру и относятся к категории сложных комплексов, хотя, на первый взгляд, изменение растительности в них носит континуальный характер. При более детальном изучении строения слабонарушенных ценозов можно выделить несколько дискретных микропоясов (рис. 2). Микропоясные ряды, описанные на медальонах, расположенных на фоне бескильницевых сообществ, имеют следующую горизонтальную структуру. Наиболее возвышенная центральная часть медальона (2—6 м в диам.) занята разнотравным фитоценозом луговой степи на черноземной луговой почве с признаками засоления, возрастающими от центра к периферии. Почва обычно перерыта землероями, нередко отмечается значительное количество нор. В видовом составе преобладает крупнотравье (*Peucedanum morisonii*, *Phlomis tuberosa*, *Salvia stepposa*, *Artemisia dracunculus*, *Lavatera thuringiaca*, иногда единично *Carduus nutans*, *Lythospermum officinale*). Далее выделяется микропояс (1.5—3.5 м шир.), представленный фрагментами солонцеватых разнотравно-дерновиннозлаковых степей на глубоко- и среднестолбчатых солонцах, с преобладанием *Stipa pennata*, *S. capillata*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*. За ним следует микропояс злаковых мелкодерновинных степей (0.5—2.0 м шир.), здесь доминирует *Festuca pseudovina*, реже *Koeleria cristata*, иногда *Poa angustifolia*. В зависимости от степени засоления содоминируют *Puccinellia tenuissima*, *Artemisia nitrosa*, *Kochia prostrata*. Иногда по микропонижениям глубиной 5—7 см выделяется микропояс изреженных полынных группировок с господством *Artemisia nitrosa* на корковых солонцах, ширина которого не превышает 1.5—2.0 м. Ниже этого уровня в ряде случаев формируется неширокое пырейное или пырейно-лисохвостовое кольцо, но оно обычно несплошное. Видовой состав его очень беден: *Elytrigia repens*, *Alopecurus ventricosus*, *Inula britanica*. Встречаются медальоны с 2—3 вершинами, тогда пространственная структура их еще более усложняется.

В сообществах, подверженных сильной антропогенной нагрузке, происходит обеднение видового состава, нарушение вертикальной и горизонтальной структуры, слабо выражены микропояса, практически отсутствуют красочные аспекты и обильно разрастается группа пасквальных видов (*Achillea millefolium*, *A. nobilis*, *Plantago media*, *Taraxacum officinale*, *Berteroa incana*). Но даже сильно нарушенные медальоны хорошо дешифрируются в виде темных пятен на аэрофотоснимках крупного масштаба и выделяются визуально. Более того, при глубокой отвальной вспашке сохраняются их остаточные признаки, создавая пятнистую структуру почвенного покрова, хорошо различимую с самолета (с небольшой высоты) по более темному цвету почв. Выявление генезиса данных растительных структур требует дальнейшего их комплексного изучения. Однако в настоящее время эти самобытные растительные комплексы, ареал которых занимает незначительную площадь, испытывают сильное антропогенное воздействие и нуждаются в охране. Сохранение их целесообразно в созданной сети охраняемых территорий в статусе памятника природы. В качестве охраняемых объектов можно рекомендовать медальоны, расположенные вдоль трасс: с. Веселовское — с. Лотошное (окр. оз. Суслово); с. Веселовское — с. Новый Баганенок; с. Нижнечеремошное — бывший пос. Бабушкин — с. Урюпино.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вандакурова Е. В. Растительность Кулундинской степи. Новосибирск, 1950. 128 с.

Крылов П. Н. Степи западной части Томской губернии // Тр. Почв.-ботан. экспедиции по исследованию колониз. районов Аз. России. Бот. исслед. 1913 г. Пг., 1916. 139 с.

Крылов П. Н. Очерк растительности Сибири. Томск, 1919. 24 с.

Намзалов Б. Б., *Ершова Э. А.*, *Дитц Л. Ю.*, *Лемешко Н. Д.* Особенности состава и распределение почвенно-растительных комбинаций межгривных пространств северной Кулунды // Тез. докл. VII Всесоюз. съезда почвоведов. Новосибирск, 1989. Кн. 4. С. 90.

Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980. 223 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 6 VIII 1996

SUMMARY

The detailed geobotanical description of the peculiar vegetation complexes in Northern Kulunda is given. Their destribution and the degree of their anthropogenic disturbances are revealed. Protection measures are suggested.

УДК 581.9 : 57.087.1

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 5

© А. И. Пяк, А. А. Зверев

ОПЫТ СРАВНИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗА ЛОКАЛЬНЫХ ФЛОР С ПОМОЩЬЮ ПРИКЛАДНОГО СТАТИСТИЧЕСКОГО ПАКЕТА BIOSTAT

A. I. PJAK, A. A. ZVEREV. AN ATTEMPT OF QUANTITATIVE COMPARATIVE ANALYSIS OF FLORAS WITH THE HELP OF BOTANICAL STATISTICS PACKAGE BIOSTAT

Сообщается о некоторых результатах применения специализированного статистического пакета Biostat при проведении количественного анализа и сравнения локальных флор юго-востока Томской обл. На примерах сравнения систематической структуры изученных локальных флор и решения проблемы разграничения Алтае-Саянской и Западносибирской провинций при флористическом районировании показаны возможности и преимущества использования этой программы.

Эффективность применения количественных методов анализа флор показана в работах А. И. Толмачева (1941, 1970а, б, 1986), построенных на основе учета и всестороннего анализа флористических показателей. В методическом отношении применение количественных методов анализа удачно сочетается с методом выборочных проб флоры, что, видимо, и послужило причиной активного использования математических приемов в сравнительной флористике его учениками и последователями в последние десятилетия.

В качестве основных результатов этого направления можно выделить следующие: установлены основные географические закономерности изменения флористических показателей в зависимости от условий окружающей среды и истории развития региона (Малышев, 1969, 1972а; Толмачев, 1974; Шмидт, 1979, 1981а); обоснованы и разработаны схемы использования различных методов количественного анализа основных параметров флоры (Малышев, 1972б, 1973, 1975, 1976; Шмидт, 1974; Юрцев, Семкин, 1980; Семкин, 1987); показаны возможности применения статистических методов для целей флористического районирования (Баранова и др., 1971; Малышев, 1973; Шмидт, 1974); получены убедительные результаты, отражающие особенности флор Арктики и Северо-Восточной Азии (Юрцев, 1968, 1974, 1981; Ребристая, 1977, 1987; Юрцев и др., 1978); выявлены состав и генезис высокогорных флор Сибири (Малышев, 1968, 1972в, 1976; Красноборов, 1976; Ревушкин, 1988) и т. д.

Объединяющим для всех этих работ является широкое применение математических методов анализа, опыт и возможности использования которых обобщены в монографиях В. М. Шмидта (1980, 1984).

Наиболее трудоемкими этапами при использовании математических методов для количественного анализа и сравнения флор являются большой объем рутинной подготовительной работы, связанный с получением необходимых выборок данных, и само проведение математических расчетов. К тому же очень трудно исключить чисто технические ошибки, количество которых неизбежно возрастает с увеличением объема анализируемых данных. Как следствие, анализ чаще всего ограничивается применением одного какого-либо коэффициента, что сказывается на корректности получаемых результатов. Понятно, почему именно эта часть работы заставляла многих исследователей искать пути ее оптимизации доступными средствами (это и создание карточных каталогов, использование различных систем кодирования, попытки применения программируемых калькуляторов и т. д.). Появление и широкое внедрение в практику научных исследований персональных компьютеров закономерно привело к их использованию для решения этих задач и созданию специализированных прикладных программ, что и было реализовано при проведении сравнительного анализа флоры юго-востока Томской обл. (Пяк, 1992).

Рабочий вариант программы Biostat был представлен на 4-м рабочем совещании по сравнительной флористике в Березинском биосферном заповеднике в 1993 г. В настоящем сообщении авторами поставлена задача краткого ознакомления ботаников с программой и некоторыми результатами ее применения.

Программа Biostat (версия 1.1) предназначена для ввода, хранения, модификации, статистической обработки флористических данных, получения результатов в табличной и графической форме.

Пакет позволяет использовать 3 основных типа исходных данных, применяемых при флористических исследованиях: 1) головные спектры систематических структур флор, фактор-множества (Юрцев, Камелин, 1991), представленные в виде ранжированных рядов или же выраженные в абсолютных цифрах или процентах (весах) для каждого элемента фактор-множества; число таких элементов (например, мощность спектра — количество родов или семейств в случае таксономического фактор-множества) — до 25, число одновременно сравниваемых флор — до 30; 2) генерализованные матрицы пересечения флористических списков — данные о вхождении видов одной флоры в другую (до 25 флор одновременно); 3) готовые матрицы коэффициентов корреляции или сходства флор, в этом случае можно использовать Biostat в качестве инструмента графической визуализации результатов.

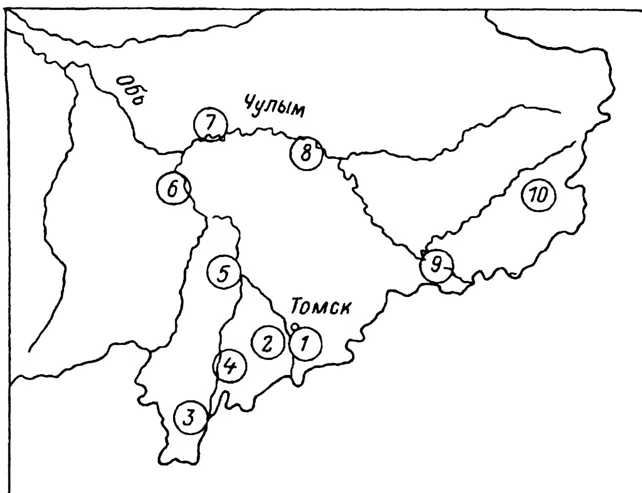


Рис. 1. Район исследования.

Изученные локальные флоры: *1* — «Басандайка», *2* — «Кисловка», *3* — «Уртам», *4* — «Киреевск», *5* — «Малобрагино», *6* — «Кривошеино», *7* — «Суйга», *8* — «Минаевка», *9* — «Кия», *10* — «Четь».

Исходные данные можно ввести при помощи встроенного экранного редактора (типа табличного процессора), либо импортировать из текстового файла. Встроенный редактор позволяет работать с сокращенными названиями флор, производить симметризацию вводимых матриц относительно главной диагонали (для матриц пересечения или сходства флор).

Статистики, используемые в данной версии Biostat: ранговая корреляция Спирмена, Кендэла; меры сходства Жаккара—Малышева, Съеренсена—Чекановского, Экмана, Стугрена—Радулеску; меры включения Симпсона, Охаи, Кульчинского, Съеренсена.

Результаты статистического анализа можно представить в табличной форме (матрицы корреляции (сходства) с заданной точностью представления результатов, матрицы включения), а также в графической (в виде корреляционных колец с задаваемым пороговым уровнем связи; дихотомических дендрограмм близости сравниваемых флор (по выбору 1 из 8 различных методов связывания) (цит. по: Шмидт, 1984); дендритов, построенных методом максимального корреляционного пути Выханду (Выханду, 1964)).

Программа Biostat была впервые применена при анализе флоры юго-востока Томской обл. Изучение этой территории было вызвано ее относительно слабой флористической изученностью и интересным географическим положением на стыке Западно-Сибирской равнины и горных систем Южной Сибири.

Обследованная территория включает в себя участки подзоны южной тайги и подзоны мелколиственных лесов (подтайги), усложненные северными отрогами Кузнецкого Алатау, по которым далеко на север проникают обедненные варианты лесов горнотаежного пояса Алтае-Саянской провинции.

Флористическое изучение территории проводилось традиционным маршрутным методом в сочетании с методиками сравнительно-флористических исследований Толмачева (1931). В общей сложности было изучено 10 локальных флор (ЛФ) (рис. 1). В результате инвентаризации (без учета заносных растений) зарегистрировано 805 видов высших сосудистых растений, относящихся к 358 родам и 91 семейству.

Исходные данные о распределении видов по ЛФ и параметры, характеризующие систематическое положение, экологию, общее географическое распространение, поясно-зональную приуроченность каждого вида, были сведены в базу данных.

ТАБЛИЦА 1

Количественные характеристики локальных флор юго-востока Томской обл.

Показатель	Локальные флоры									
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*
Число:										
видов	592	495	490	406	427	408	359	391	447	391
родов	311	289	280	238	243	240	217	225	263	234
семейств	78	81	82	75	78	74	72	72	75	76
Среднее число:										
видов в семействе	7.6	6.1	6.0	5.4	5.5	5.5	5.0	5.4	6.0	5.1
видов в роде	1.9	1.7	1.8	1.7	1.8	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7
родов в семействе	4.0	3.6	3.4	3.2	3.1	3.2	3.0	3.1	3.5	3.1
Показатель автономности	0.27	0.40	0.37	0.41	0.36	0.41	0.47	0.39	0.40	0.44

Примечание. Показатель автономности рассчитан по методике, предложенной Малышевым (1976); все значения имеют отрицательный знак, который для экономии места опущен. Локальные флоры (*1—10*) те же, что и на рис. 1.

Построены головные таксономические спектры, включающие в себя 10, 12, 15 и 20 ведущих семейств ЛФ и матрицы видового пересечения, которые потом были обработаны программой Biostat.

Выявленные ЛФ характеризуются следующими количественными показателями (табл. 1). Одним из основных количественных показателей флористического богатства является видовое разнообразие ЛФ. Изучению его наиболее общих географических закономерностей посвящены работы А. И. Толмачева (1941, 1970б, 1986), В. М. Шмидта (1981а), Л. И. Малышева (1972б, 1976) и др. Так, Толмачевым для Арктической области показано, что видовое богатство конкретных флор (КФ) варьирует от нескольких десятков видов в высокоарктической подзоне до 300—350 на юге. При этом конкретные флоры средне- и восточносибирских секторов Арктики значительно богаче конкретных флор европейского Севера. Для бореальной области типичные КФ характеризуются численностью видов в пределах от 400 до 700—750.

Изученные ЛФ юго-востока Томской обл. относительно бедные и варьируют от 359 («Суйга») до 592 («Басандайка»), составляя в среднем около 440 видов (табл. 1). Относительная бедность ЛФ юго-востока Томской обл. связана, наверное, как с позднечетвертичной историей их формирования, что привело к значительному обеднению флоры в целом, так и с низменным характером рельефа Западной Сибири, обусловливающим малое разнообразие местообитаний, следствием чего является потенциально низкая флористическая емкость территории.

Число видов в изученных ЛФ закономерно изменяется с юга на север, что особенно наглядно при нанесении данных на картографическую основу (рис. 1). Так, наиболее богатыми в видовом отношении являются южные по своему географическому положению ЛФ «Кисловка», «Уртам», «Кия», включающие в себя 495, 490, 447 видов соответственно. По направлению на север число видов в локальных флорах постепенно уменьшается и самая северная изученная нами ЛФ «Суйга» имеет наиболее бедную по видовому составу флору — (359 видов). Примечательно, что ЛФ, расположенные примерно на одной широте, имеют и наиболее близкое число видов.

Особняком стоит ЛФ «Басандайка» (592 вида), значительно отличающаяся по богатству от всех остальных. Специфическое географическое положение «Басандайки», расположенной на западном макросклоне Томского кряжа, являющегося северным отрогом Кузнецкого Алатау, а также относительно сильная рассеченность рельефа способствуют обогащению флоры горными и степными элементами и даже проникновению некоторых гипоарктомонтанных видов (*Anthoxanthum alpinum* A. et D. Löve, *Sagina saginoides* (L.) Karst., *Saxifraga hirculus* L.) и видов, эколого-цено-

тический оптимум которых находится в субальпийском поясе гор Южной Сибири (*Polygonum viviparum* L., *P. bistorta* L., *Dianthus superbus* L.). В значительной степени этому способствует транзитная роль р. Томь, которая несмотря на небольшую абсолютную длину пересекает на своем пути все высотные пояса, включая высокогорья и степи. Повышенное богатство этой флоры является также результатом очень хорошей изученности данной территории, которая с конца прошлого века постоянно обследуется сотрудниками и студентами Томского университета. Это позволило более полно выявить видовой состав флоры и зарегистрировать целый ряд очень редких видов, которые не только более нигде в Томской обл. не отмечались, но и на данной территории собраны по 1—2 раза. В качестве примера можно привести *Gagea fedtschencoana* Pasch., *Cerastium maximum* L., *Thymus jenisseensis* Iljin, *Orchis militaris* L., *Anthoxanthum alpinum* и др.

Полученные результаты несколько изменяют представления о количественных характеристиках конкретных флор лесной зоны Евразии, полученные Толмачевым (1941, 1986). Наши исследования показали, что конкретные флоры южной тайги Западной Сибири (по крайней мере, его восточного сектора) значительно беднее в видовом отношении по сравнению с европейскими аналогами. Таким образом, если конкретные флоры восточносибирской Арктики существенно богаче арктических флор европейской части России, то в южнотаежной подзоне данная закономерность не подтверждается.

Сравнительный анализ систематической структуры локальных флор юго-востока Томской области

Данные по составу ведущих семейств в локальных флорах показывают доминирующую роль семейств *Poaceae*, *Asteraceae*, *Cyperaceae*, *Posaceae* и *Ranunculaceae*, что сходно с флорой юго-востока Томской обл. в целом и отражают общие региональные особенности (табл. 2).

Для сравнения сходства систематической структуры в сравнительной флористике чаще всего используются коэффициенты ранговой корреляции Кендэла и Спирмена (Малышев, 1972а; Заки, Шмидт, 1972; Ребристая, Шмидт, 1972). Несмотря на то что методика проведения необходимых математических расчетов подробно изложена в работах Малышева (1973, 1976) и Шмидта (1980, 1981б, 1984), получаемые результаты тем не менее трудносопоставимы, поскольку разные авторы, исходя из субъективных соображений, анализируют головные части спектра из разного числа семейств или используют разные коэффициенты (Малышев, 1987).

Число семейств, используемых при сравнении, различно и колеблется от 5 до 20 (чаще 10 или 15), причем никаких методических ограничений в данном вопросе не существует; выбор обычно производится интуитивно при предварительном просмотре данных или исходя из удобства. Но и после этого возможны 2 различных варианта: сравнение систематической структуры КФ проводится по предварительно выбранному набору семейств головной части генерализированного спектра; сравнение проводится в каждом конкретном случае (паре сравниваемых флор) с тем же числом семейств, но наиболее богатыми именно в этих флорах.

В ходе работы были поставлены следующие задачи.

1. Выявить степень различия между результатами, полученными при использовании разных коэффициентов.

2. Выяснить, каким образом и в какой степени влияет на конечный результат сравнение разного числа членов головного спектра.

3. Определить влияние использования генерализованного спектра семейств (что делается почти во всех работах) на конечный результат.

Для их решения был получен генерализованный спектр семейств всей изученной флоры (табл. 3) и проведено сравнение 10-, 12-, 15- и 20-членных спектров генерализованного списка семейств. Для 12-членного спектра при сравнении также принимали во внимание семейства, наиболее богатые видами именно для двух сравниваемых

ТАБЛИЦА 2

Число видов и места ведущих семейств в локальных флорах юго-востока Томской обл.

Семейства	Локальные флоры																			
	1		*2*		*3*		*4*		*5*		*6*		*7*		*8*		*9*		*10*	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Poaceae	54	2	46	1	44	2	35	1	36	1	35	2	33	1	36	1	43	1	36	1
Asteraceae	67	1	38	2	47	1	33	2	34	2	38	1	26	3	31	2	42	2	36	2
Cyperaceae	35	4	30	4	33	3	25	4	31	3	27	3	27	2	29	3	30	3	28	3
Rosaceae	46	3	34	3	31	4	26	3	25	4	26	4	23	4	21	4	30	4	27	4
Ranunculaceae	30	5	25	6	24	5	22	5	22	5	21	5	17	5	20	5	27	5	23	5
Caryophyllaceae	29	6	28	5	21	7	19	6	15	6	15	7	13	7	15	7	20	6	14	7
Fabaceae	24	7	17	7	22	6	17	7	15	7	16	6	12	8	15	6	14	9	17	6
Apiaceae	16	13	16	9	16	9	13	10	14	8	13	8	13	6	14	8	15	8	11	8
Scrophulariaceae	20	9	17	8	20	8	13	11	9	15	13	9	9	12	11	10	15	7	8	14
Polygonaceae	13	14	15	10	13	12	14	8	13	10	12	11	12	9	14	9	13	10	9	13
Brassicaceae	20	8	12	13	14	11	10	12	10	13	13	10	8	15	9	13	10	12	9	10
Lamiaceae	17	11	13	12	15	10	13	9	10	14	11	12	10	10	10	11	11	11	9	11
Salicaceae	10	15	10	15	11	13	9	14	12	11	9	14	10	11	10	12	10	13	10	9
Liliaceae	17	12	10	14	9	16	8	16	10	12	9	13	7	17	7	17	9	14	6	17
Orchidaceae	17	10	14	11	11	14	9	13	13	9	7	18	5	24	9	14	6	20	6	18
Ericaceae	8	20	9	16	8	17	8	15	8	18	9	15	9	13	9	15	8	15	9	12
Violaceae	10	16	7	20	9	15	7	17	9	16	7	19	5	23	6	20	5	26	7	16
Equisetaceae	6	24	7	21	6	21	6	20	7	19	7	17	7	16	7	19	7	16	6	22
Rubiaceae	8	19	8	18	6	20	5	24	6	21	6	21	6	19	5	23	7	17	6	21
Primulaceae	9	18	8	19	6	22	5	23	5	24	5	23	5	22	5	24	5	25	5	25

Примечание. А — абсолютное число видов в семействе; Б — ранг семейства во флоре с учетом полного спектра. Связанные ранги пронумерованы последовательными цифрами для экономии места. Локальные флоры (*1—10*) те же, что на рис. 1 и в табл. 2.

ТАБЛИЦА 3

Головная часть генерализованного спектра семейств флоры юго-востока Томской обл.

№ п/п	Семейства	Сумма рангов	№ п/п	Семейства	Сумма рангов
1	*Poaceae*	13	16	*Ericaceae*	156
2	*Asteraceae*	18	17	*Violaceae*	188
3	*Cyperaceae*	32	18	*Equisetaceae*	195
4	*Rosaceae*	37	19	*Rubiaceae*	203
5	*Ranunculaceae*	51	20	*Primulaceae*	211
6	*Caryophyllaceae*	64	21	*Pyrolaceae*	212
7	*Fabaceae*	69	22	*Potamogetonaceae*	217
8	*Apiaceae*	87	23	*Boraginaceae*	227
9	*Scrophulariaceae*	103	24	*Pinaceae*	245
10	*Polygonaceae*	106	25	*Onagraceae*	246
11	*Brassicaceae*	117	26	*Caprifoliaceae*	248
12	*Lamiaceae*	121	27	*Juncaceae*	253
13	*Salicaceae*	127	28	*Gentianaceae*	261
14	*Liliaceae*	148	29	*Campanulaceae*	266
15	*Orchidaceae*	151	30	*Geraniaceae*	371

флор. Расчеты во всех случаях проводились с использованием коэффициентов ранговой корреляции Кендэла и Спирмена с учетом связанных рангов. Далее был применен последовательный агломеративный кластерный анализ. Согласно рекомендации В. И. Семкина (1987), результаты проведенных расчетов представлены в виде дендрограмм, построенных методом взвешенного среднего арифметического связывания (рис. 2).

Полученные результаты показали следующее.

1. Использование коэффициентов ранговой корреляции Кендэла или Спирмена не дает принципиальных различий. Для примера приведены дендрограммы сравнения 10-членных спектров (рис. 2, *А*, *Б*). Их анализ показывает, что характер связи локальных флор не изменяется, а различия заключаются в разрешающей способности (чувствительности) коэффициентов.

2. Сравнение головных спектров, включающих в себя разное число ведущих семейств, показывает, что связывание ЛФ между собой весьма различно и не отражает никакой закономерности (рис. 2, *А*, *В—Д*).

3. Дендрограммы, полученные при сравнении 12-членных спектров генерализованного набора и с учетом семейств наиболее богатых именно в двух сравниваемых флорах, также показали большие различия (рис. 2, *Д*, *Е*).

Таким образом, можно сделать вывод о некорректности результатов, полученных методом ранговой корреляции при сравнении систематической структуры ЛФ. Следует согласиться с мнением Б. А. Юрцева (1995) о предпочтительности сравнения таксономических спектров как весовых множеств с использованием соответствующих коэффициентов сходства.

К вопросу о флористическом районировании юго-востока Западной Сибири

Юго-восток Западной Сибири не имеет четких границ не только в меридиональном направлении (что свойственно для равнинных пространств), но и в широтном, вследствие отсутствия выраженной степной зоны и непосредственного перехода равнинной тайги в горную. Переходный характер обследованной территории вызывает определенные трудности при ее районировании, что нашло отражение в несоответствии границ между фитохориями в схемах районирования разных авторов

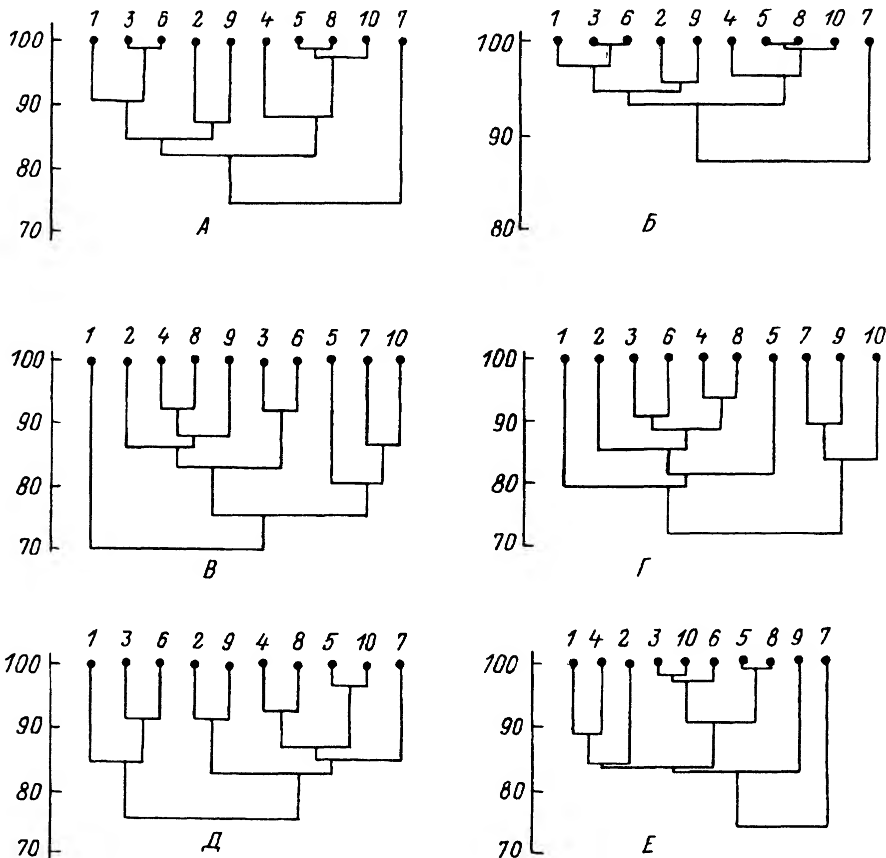


Рис. 2. Дендрограмма сходства систематической структуры локальных флор юго-востока Томской обл.

А, Б — при сравнении 10-членного генерализированного спектра семейств, *В* — при сравнении 15-членного генерализированного спектра семейств, *Г* — при сравнении 20-членного генерализированного спектра семейств, *Д* — при сравнении 12-членного генерализированного спектра семейств, *Е* — при сравнении 12-членного спектра с учетом семейств наиболее богатых именно в сравниваемой паре ЛФ. Дендрограмма *Б* построена с использованием коэффициента Кендэла, остальные с использованием коэффициента Спирмена. Локальные флоры (*1—10*) — те же, что и на рис. 1.

(рис. 3). Для проведения сравнительного анализа и решения вопроса о границе между Алтае-Саянской и Западносибирской провинциями были дополнительно изучены 2 ЛФ в горно-лесном поясе Кузнецкого Алатау («Берикуль» — 468 видов) и Прителецкого Алтая («Артыбаш» — 502 вида). Принадлежность последних к Алтае-Саянской горной провинции не вызывает никаких сомнений.

При сравнении сходства видового состава локальных флор (табл. 4) использован коэффициент Стугрена—Радулеску (Stugren, Radulescu, 1961). На основе полученных результатов построена дендрограмма методом взвешенного среднего арифметического связывания (рис. 4). Как и следовало ожидать, ЛФ «Артыбаш» и «Берикуль», относящиеся к Алтае-Саянской провинции, объединились в хорошо обособленную группу. Но в целом анализ отношений между ЛФ свидетельствует об очень постепенном переходе Западносибирской флористической провинции в Алтае-Саянскую и о наличии широкой переходной полосы между ними.

Сходную картину разделения локальных флор дает сравнение их видового состава при помощи меры включения Охаи (цит. по: Семкин, 1987) и построенный на их основе дендрит с последующим выделением корреляционных плеяд (рис. 5). В этом случае также получено достаточно четкое разграничение локальных флор Алтае-Са-

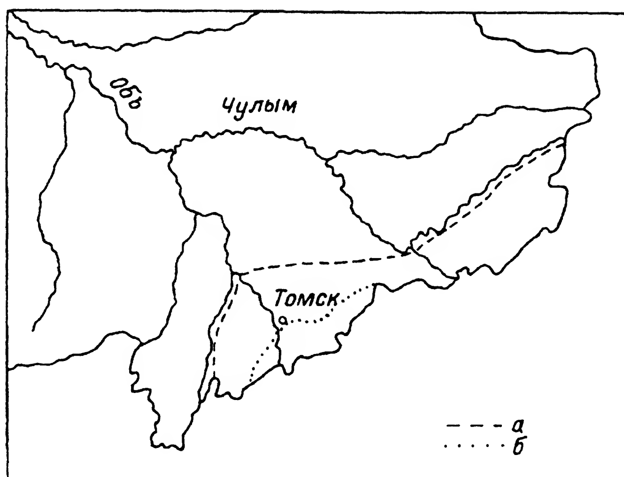


Рис. 3. Границы между Алтае-Саянской и Западносибирской провинциями.
а — по П. Н. Крылову (1919) и В. В. Ревердатто (1931), *б* — по Л. В. Шумиловой (1962).

янской и Западносибирской провинций. Так, ЛФ «Берикуль» и «Артыбаш» являются типичными для горно-лесного пояса Южной Сибири и относятся к Алтае-Саянской провинции. Близкие по видовому составу и структуре ЛФ «Киреевск», «Малобрагино», «Кривошеино», «Суйга», «Минаевка», «Четь» образуют группу ЛФ, относящихся к одному Обь-Чулымскому округу Западносибирской провинции. Связи ЛФ «Кия» отражают ее пограничное положение, хотя в целом она также больше тяготеет к флорам Обь-Чулымского округа. Специфика ЛФ «Уртам» указывает на принадлежность небольшой части левобережья Оби, примерно до села Кожевниково, к Кулундинскому округу.

Территории, для которых характерны переходные по своему составу флоры («Басандайка» и «Кисловка»), мы предлагаем выделить в самостоятельный переходный Томский округ в составе Западносибирской провинции. Он охватывает предгор-

ТАБЛИЦА 4

Матрица пересечения локальных флор юго-востока Западной Сибири

Локальные флоры	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*
1	592	441	419	362	368	357	318	336	399	355	407	399
2	441	495	384	366	364	353	330	345	388	351	371	366
3	419	384	490	369	374	365	334	346	378	337	344	343
4	362	366	369	406	368	359	335	344	361	339	323	322
5	368	364	374	368	427	362	340	353	361	342	312	314
6	357	353	365	359	362	408	344	351	362	337	313	311
7	318	330	334	335	340	344	359	346	337	329	290	287
8	336	345	346	344	353	351	346	391	353	337	301	299
9	399	388	378	361	361	362	337	353	447	356	350	347
10	355	351	337	339	342	337	329	337	356	391	322	319
11	407	371	344	323	312	313	290	301	350	322	468	427
12	399	366	343	322	314	311	287	299	347	319	427	502

Примечание. Локальные флоры: *1—10* — те же, что на рис. 1 и в табл. 1, 2; *11* — «Берикуль»; *12* — «Артыбаш».

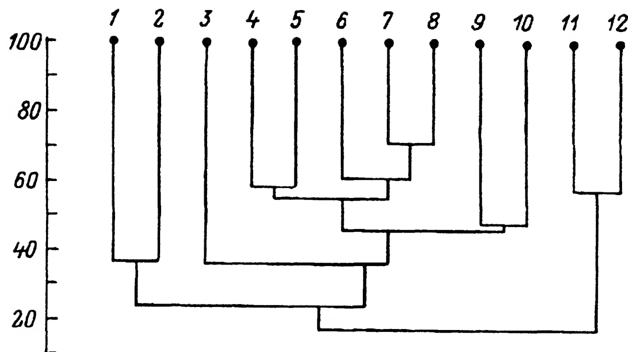


Рис. 4. Дендрограмма сходства видового состава локальных флор юго-востока Западной Сибири.

Локальные флоры: *1—10* — те же, что и на рис. 1; *11* — «Берикуль»; *12* — «Артыбаш».

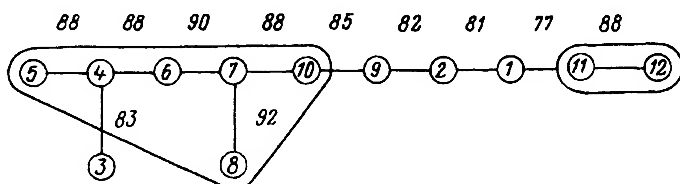


Рис. 5. Дендрит и корреляционные плеяды, отражающие степень сходства видового состава локальных флор юго-востока Западной Сибири.

Цифры в кружках — номера локальных флор (те же, что и на рис. 4).

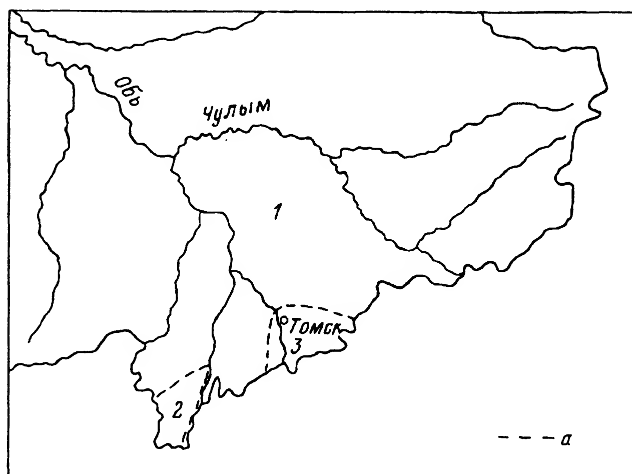


Рис. 6. Схема флористического районирования юго-востока Томской обл.

а — граница между округами; округа: *1* — Обь-Чулымский, *2* — Варабинский, *3* — Томский.

ные и низкогорные районы Западной Сибири. На обследованной территории к нему относится в основном Томский кряж с примыкающим отрезком долины р. Томи.

Таким образом, северную границу Алтае-Саянской провинции нам кажется правильнее проводить несколько южнее, чем предлагалось ранее другими исследователями. Результаты флористического районирования юго-востока Томской обл. показывают, что обследованная территория находится на стыке трех флористических округов Западно-сибирской провинции (Обь-Чулымского, Кулундинского и Томского) (рис. 6).

Заключение

Использование специализированного статистического пакета Biostat для количественного анализа и сравнения локальных флор юго-востока Томской обл. сильно упростило получение разнообразных расчетных данных для анализа и их наглядное отображение. Это дало возможность не только провести традиционный сравнительный анализ локальных флор, но и решить некоторые методические проблемы, связанные с применением метода ранговой корреляции в сравнительной флористике. Первый опыт применения пакета Biostat показал, что значительно расширяются возможности исследователя для интерпретации полученных результатов. В итоге достигается большая обоснованность и корректность сделанных выводов и значительно повышается эффективность научного труда.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова Е. В., Миняев Н. А., Шмидт В. М. Флористическое районирование Псковской области на фитостатической основе // Вестн. Ленингр. ун-та. 1971. № 9. С. 30—40.

Выханду Л. К. Об исследовании многопризнаковых биологических систем // Применение математических методов в биологии. Л., 1964. Т. 3. С. 19—22.

Заки М. А., Шмидт В. М. О систематической структуре флор стран южного Средиземноморья. 2. Анализ структуры ведущих семейств и родов 10 региональных флор // Вестн. Ленингр. ун-та. 1972. № 9. С. 47—57.

Красноборов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, 1976. 380 с.

Крылов П. Н. Очерк растительности Сибири // Стат. экон. бюл. 1919. № 17. С. 1—24.

Малышев Л. И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.—Л., 1968. 281 с.

Малышев Л. И. Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 8. С. 1137—1147.

Малышев Л. И. Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972а. С. 17—40.

Малышев Л. И. Площадь выявления флоры в сравнительно-флористических исследованиях // Бот. журн. 1972б. Т. 57. № 2. С. 182—197.

Малышев Л. И. Особенности и генезис флоры // Высокогорная флора Станового нагорья. Новосибирск, 1972в. С. 150—190.

Малышев Л. И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1581—1588.

Малышев Л. И. Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 11. С. 1537—1550.

Малышев Л. И. Количественные характеристики флоры Путорана // Флора Путорана. Новосибирск, 1976. С. 163—186, 17—40.

Малышев Л. И. Современные подходы к количественному анализу и сравнению флор // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Материалы 2-го Рабочего совещания по сравнительной флористике. Неринга, 1983. Л., 1987. С. 142—148.

Пяк А. И. Флора юго-востока Томской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1992. 16 с.

Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.

Ребристая О. В. Опыт применения метода конкретных флор в Западносибирской Арктике (полуостров Ямал) // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Материалы 2-го рабочего совещания по сравнительной флористике. Неринга, Л., 1983. 1987. С. 67—90.

Ребристая О. В., Шмидт В. М. Сравнение систематической структуры флор методом ранговой корреляции // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 11. С. 1353—1364.

Ревердатто В. В. Растительность Сибирского края. (Опыт дробного районирования) // Естественно-исторические условия сельско-хозяйственного производства Сибири. Ч. 3. Растительность Сибири. Новосибирск, 1931. С. 174.

Ревушкин А. С. Высокогорная флора Алтая. Томск, 1988. 319 с.

Семкин Б. И. Теоретико-графовые методы в сравнительной флористике // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Материалы 2-го рабочего совещания по сравнительной флористике. Неринга, 1983. Л., 1987. С. 149—163.

Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористических исследований. 1. Понятие о флоре в сравнительной флористике // Журн. Рус. бот. о-ва. 1931. Т. 16. № 1. С. 111—124.

Толмачев А. И. О количественной характеристике флор и флористических областей // Тр. / Северная база АН СССР. 1941. Вып. 8. С. 40.

Толмачев А. И. Богатство флор как объект сравнительного изучения // Вестн. Ленингр. ун-та. 1970а. № 9. С. 71—83.

Толмачев А. И. О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара // Вестн. Ленингр. ун-та. 1970б. № 15. С. 62—74.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Толмачев А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986. 196 с.

Шмидт В. М. Количественные показатели в сравнительной флористике // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 7. С. 929—940.

Шмидт В. М. Зависимость количественных показателей конкретных флор европейской части СССР // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 2. С. 172—183.

Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.

Шмидт В. М. Приближенное прогнозирование флористических показателей в зависимости от географической широты // Журн. общ. биологии. 1981а. Т. 62. № 3. С. 430—439.

Шмидт В. М. О коэффициентах корреляции используемых для сравнения систематической структуры флор // Вестн. Ленингр. ун-та. 1981б. № 3. С. 57—67.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Шумилова Л. В. Ботаническая география Сибири. Томск, 1962. 360 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., 1974. 160 с.

Юрцев Б. А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск, 1981. 168 с.

Юрцев Б. А. Методы оценки восстановительного потенциала флоры // Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: Принципы и методы изучения. СПб., 1995. С. 136—146.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Основные понятия и термины флористики: Учебн. пособ. по спецкурсу. Пермь, 1991. 80 с.

Юрцев Б. А., Семкин Б. И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706—1718.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Stugren B., Radulescu M. Metode matematice in zoogeografia regionalia // Stud. cerc. bid. 1961. T. 12. N 1. P. 8—24.

Томский
государственный университет

Получено 24 IV 1995

SUMMARY

The results of the implementation of applied statistics package BioStat for quantitative analysis and comparison of local floras of Tomsk region have been reported. The potentials and advantages has been expounded using the comparison of taxonomical structure of investigated floras and solution to the problem of the delimitation of Altai-Sayan and West-Siberian provinces as an example.

УДК 581.1 Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 5

© Б. Чойжамц, Н. Н. Слемнев, С. Н. Шереметьев, Ш. Цоож

О ВОДНОМ РЕЖИМЕ И ФОТОСИНТЕЗЕ РАСТЕНИЙ ВЫСОКОГОРНОГО РАЗНОТРАВНО-КОБРЕЗИЕВОГО СООБЩЕСТВА ВОСТОЧНОГО ХАНГАЯ (МОНГОЛИЯ)

B. CHOIJAMTZ, N. N. SLEMNEV, S. N. SHEREMETIEV, Sh. TZOOJ. ON WATER RELATIONS AND PHOTOSYNTHESIS OF HERB-*COBRESIA* PLANT COMMUNITY IN HIGH MOUNTAINS (EAST HANGAY, MONGOLIA)

Приведены данные по основным показателям водного режима и фотосинтеза ряда видов (*Kobresia myosuroides*, *Carex rupestris*, *Dracocephalum altaiense*, *Helictotrichon mongolicum*, *Oxytropis strobilacea* и *Sanguisorba officinalis*) высокогорного разнотравно-кобрезиевого сообщества Восточного Хангая. Варьирование интенсивности транспирации, содержания воды, дефицита водного насыщения и интегральных параметров фотосинтеза (реализация дневного максимума усвоения CO_2, реализация фотосинтетического потенциала, эффективность утилизации лучистой энергии) растений рассмотрено с позиций их биолого-морфологических свойств и положения в фитоценозе. Методом системного анализа по совокупности перечисленных характеристик установлено, что фитоценотический статус видов находится в соответствии с индексами функционирования.

Некоторые данные по водному режиму растений высокогорного разнотравно-кобрезиевого сообщества были опубликованы ранее (Банникова и др., 1980; Измайлова и др., 1983). В этих публикациях были использованы только усредненные значения интенсивности транспирации для балансовых расчетов водообмена экосистемы. Мы провели всесторонний анализ материалов, полученных в 1977—1978 гг. совместно с Н. Н. Измайловой. Цель исследования заключалась в выявлении закономерностей изменения показателей водного режима и фотосинтеза у разных видов растений, в поиске сопряженности между этими физиологическими процессами, а также в установлении связи функционирования видов с их биолого-морфологическими свойствами и положением в фитоценозе.

Материал и методика

Высокогорное разнотравно-кобрезиевое криоксерофитное сообщество занимает пологие уступы верхних частей склонов и плоскую каменистую вершину горы Хайрхан в интервале высот 2470—2507 м над ур. м. Исследованная территория входит в подгольцово-высокогорно-луговой пояс в пределах Восточно-Хангайского низкогорно-среднегорного округа. Разнотравно-кобрезиевые луга распространены также в пределах высокогорных поясов Хангая, Хэнтэя и Монгольского Алтая (Карамышева, Банзрагч, 1977; Банникова, 1983). Для подгольцово-высокогорного пояса характерен холодный, избыточно влажный континентальный климат (Береснева, 1986). Длительность вегетационного периода около 75 дней. Почва высокогорно-луговая, тяжелосуглинистая, глубокомерзлотная (Максимович, 1983). Корнеобитаемый слой — 30—35 см, хорошо гумусирован. Корни отдельных растений проникают до глубины 70—80 см. Средние запасы продуктивной влаги составляют 90 мм при годовой сумме осадков до 500 мм.

Разнотравно-кобрезиевый луг мозаичен по флористическому составу, пространственной и временно́й структуре. Список флоры насчитывает 35 видов растений. Проективное покрытие 100 %. Доминантом разнотравно-кобрезиевого сообщества является *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol., содоминантом — *Carex rupestris* All. В сложении травостоя участвуют *Anemone crinita* Juz., *Dracocephalum altaiense* Laxm., *Helictotrichon mongolicum* (Roshev.) Henrard, *Oxytropis strobilacea* Bunge, *Polygonum viviparum* L., *Potentilla nivea* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Thalictrum alpinum* L. Здесь преобладают многолетние травы: дерновинные (25 %), стержнекорневые (37 %), корневищные (25 %). Мощный и плотный слой, образованный узлами кущения осок и злаков, является особенностью разнотравно-кобрезиевого сообщества

(Банникова, 1978, 1983). Так как фитомасса приповерхностно-подземного слоя вместе с отпадом, опадом и мхами в 5—6 раз превышает таковую в надземной части, то он должен играть существенную роль в водообмене экосистемы.

Водный режим и фотосинтез были изучены у следующих видов разнотравно-кобрезиевого сообщества: *Carex rupestris*, *Dracocephalum altaiense*, *Helictotrichon mongolicum*, *Kobresia myosuroides*, *Oxytropis strobilaceae* и *Sanguisorba officinalis*. *Carex rupestris* — корневищное растение высотой 5—20 см, образует скопления в мелких щебнистых блюдцах. *Dracocephalum altaiense* — многолетнее травянистое растение до 30 см выс., с довольно крупными листьями. *Helictotrichon mongolicum* — плотнодерновинный злак 30—40 см выс., с узколинейными листьями. *Kobresia myosuroides* — плотнодерновинное растение 10—30 см выс., с узкими щетиновидными листьями, обладает широкой экологической пластичностью (Юнатов, 1950). Кобрезия продуцирует около 50 % надземной массы травяного яруса (Банникова, 1978). *Sanguisorba officinalis* — многолетнее стержне-корневое травянистое растение до 100 см выс.

Исследованы интенсивность транспирации (ИТ) (методом Иванова с соавт. (1950)), содержание воды (СВ) в растениях (весовым методом), дефицит водного насыщения (ДВН) (по: Catsky, 1962); потенциальная интенсивность фотосинтеза (ПИФ) и зависимость ПИФ от освещенности (радиометрическим методом: Вознесенский и др., 1965). Значения перечисленных параметров регистрировали в дневной (с 9 до 19 ч) и вегетационной (с июня по август) динамике.

Фотосинтез растений разнотравно-кобрезиевого сообщества изучали параллельно с водным режимом только в 1978 г. Вегетационный период этого года (так же как и 1977 г.) по климатическим параметрам был относительно теплым и сухим. Так, в 1977 г. на участке выпало 300 мм осадков против 500 мм в холодном и влажном 1976 г. (Банникова, 1978). В отдельные теплые солнечные дни летом 1978 г. температура воздуха достигала 20—23 °С.

Данные обрабатывали с помощью стандартных статистических методов. Кроме того, для анализа рядов распределения показателей водного режима был применен квантильный анализ (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990). Квантили порядка 0.1 ($q_{0.1}$) и 0.9 ($q_{0.9}$) (отсекающие по 10 % наименьших и наибольших значений) рассматриваются как типичные минимум и максимум признака. Квантили порядка 0.25 ($q_{0.25}$) и 0.75 ($q_{0.75}$) являются граничными для 50 % наблюдений и показывают пределы обычных изменений признака. Для сравнения видов по совокупности показателей был применен метод морфокинетического синтеза отношений пространственных и функциональных данных (Стефанов, 1974).

Результаты и обсуждение

В табл. 1 приведены данные по ИТ и СВ в пересчете как на сухую, так и на сырую массу листьев. Однако при анализе мы будем использовать только первый вариант размерности, полагая, что он лучше отражает функционирование растений, поскольку расход и содержание влаги в листьях нормируются сухой массой навесок безотносительно к содержанию в них воды.

Интенсивность транспирации. В среднем для исследованных видов сообщества ИТ была довольно высока (табл. 1). Однако видно, что среди них есть виды с низкой скоростью испарения воды (*Helictotrichon mongolicum*, *Kobresia myosuroides* и *Carex rupestris*). Средняя величина ИТ этой группы растений равна 1.183 $г_{воды}/г_{сух.массы} \cdot ч$. Это почти вдвое меньше, чем у видов с высокой скоростью испарения воды (*Sanguisorba officinalis*, *Dracocephalum altaience*, *Oxytropis strobilacea*), для которых среднее значение ИТ составляет 3.232 $г_{воды}/г_{сух.массы} \cdot ч$.

Квантильный анализ также показывает существенные различия по размаху колебаний типичных минимума и максимума, а также обычных значений ИТ (табл. 2) (в суточном ходе ИТ минимальное значение должно быть равно нулю, однако мы анализируем дневную реализацию процесса, и поэтому квантиль порядка 0.1 отлича-

ТАБЛИЦА 1

Средние значения показателей водного режима основных видов разнотравно-кобрезиевого сообщества за период наблюдений

Виды	ИТ, $г_{воды}/г_{сух.массы} \cdot ч$			ИТ, $г_{воды}/г_{сыр.массы} \cdot ч$		
	n	*X*	*Sx*	*n*	*X*	*Sx*
Carex rupestris	139	1.291	0.973	139	0.473	0.333
Dracocephalum altaiense	128	3.347	2.618	130	0.808	0.637
Helictotrichon mongolicum	136	1.090	0.936	137	0.404	0.314
Kobresia myosuroides	139	1.167	0.800	146	0.491	0.421
Oxytropis strobilacea	138	3.625	2.820	138	1.003	0.775
Sanguisorba officinalis	77	2.335	1.422	77	0.671	0.388
В целом	757	2.112	2.097	767	0.636	0.557

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	ДВН, %			СВ, $г_{воды}/г_{сух.массы}$			СВ, % от сыр. массы		
	n	*X*	*Sx*	*n*	*X*	*Sx*	*n*	*X*	*Sx*
Carex rupestris	152	17.0	8.0	249	1.605	0.359	249	60.9	5.0
Dracocephalum altaiense	127	16.8	9.5	226	3.037	0.668	226	74.5	4.5
Helictotrichon mongolicum	155	11.0	6.0	247	1.577	0.406	247	60.3	5.6
Kobresia myosuroides	167	18.4	9.3	265	1.568	0.342	265	60.4	4.7
Oxytropis strobilacea	149	12.6	7.7	253	2.602	0.620	253	71.5	4.7
Sanguisorba officinalis	44	10.8	5.6	78	2.481	0.418	78	70.8	3.7
В целом	794	14.9	8.6	1318	2.081	0.775	1318	65.7	7.8

Примечание. *n* — число наблюдений; *X* — среднее значение; *Sx* — стандартное отклонение.

ется от нуля). Виды однодольных (*Carex rupestris*, *Helictotrichon mongolicum* и *Kobresia myosuroides*) по амплитуде изменений показателя мало отличаются друг от друга, но имеют значительные отличия от видов двудольных (*Dracocephalum altaiense*, *Oxytropis strobilacea*, *Sanguisorba officinalis*) (рис. 1, *А*). Вместе с тем можно отметить, что *Sanguisorba officinalis* занимает явно промежуточное положение между этими группами видов, имея сходство по размаху колебаний ИТ с *Carex rupestris*.

Дефицит водного насыщения. В среднем для исследованных в данном сообществе ДВН составил 14.9 % (табл. 1). Группирование видов по низким и высоким значениям ДВН дает несколько иную картину, чем по ИТ. Группу с высокими

ТАБЛИЦА 2

Квантили интенсивности транспирации видов разнотравно-кобрезиевого сообщества

Виды	Квантили ИТ, $г_{воды}/г_{сух.массы} \cdot ч$					Амплитуда $q_{0.9} - q_{0.1}$
	$q_{0.1}$	$q_{0.25}$	$q_{0.5}$	$q_{0.75}$	$q_{0.9}$	
Carex rupestris	0.349	0.654	1.000	1.783	2.552	2.202
Dracocephalum altaiense	0.699	1.267	2.654	4.611	7.115	6.416
Helictotrichon mongolicum	0.308	0.530	0.839	1.339	2.085	1.777
Kobresia myosuroides	0.372	0.629	1.000	1.498	2.108	1.736
Oxytropis strobilacea	0.923	1.571	2.668	5.263	7.969	7.046
Sanguisorba officinalis	0.985	1.301	1.954	3.137	4.165	3.181

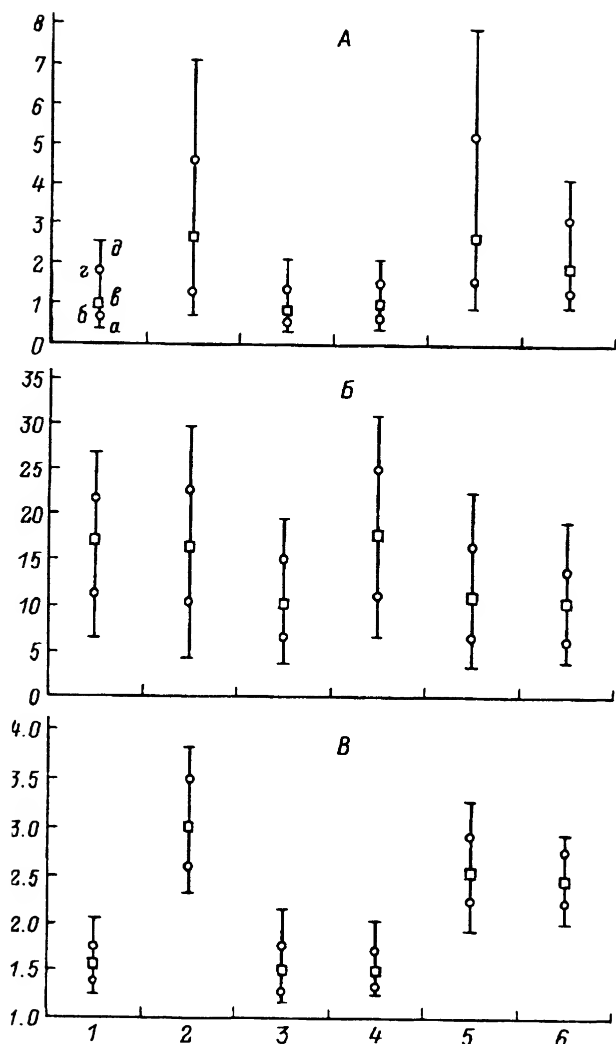


Рис. 1. Квантильные диаграммы интенсивности транспирации (*А*), дефицита водного насыщения (*Б*) и содержания воды в листьях растений (*В*).

Квантили: *а* — $q_{0.1}$, *б* — $q_{0.25}$, *в* — $q_{0.5}$, *г* — $q_{0.75}$, *д* — $q_{0.9}$. Виды (здесь и на рис. 2): *1* — *Carex rupestris*, *2* — *Dracocephalum altaiense*, *3* — *Helictotrichon mongolicum*, *4* — *Kobresia myosuroides*, *5* — *Oxytropis strobilacea*, *6* — *Sanguisorba officinalis*. По вертикальным осям: *А* — $г_{воды}/г_{сух.массы} \cdot ч$; *Б* — ДВН, %; *В* — СВ, $г_{воды}/г_{сух.массы}$. По горизонтальным осям — виды растений.

значениями ДВН (16.8—18.4, в среднем 17.4 %) образуют *Kobresia myosuroides*, *Carex rupestris* и *Dracocephalum altaiense*. В группу с низкими величинами ДВН вошли *Sanguisorba officinalis*, *Helictotrichon mongolicum* и *Oxytropis strobilacea*.

Квантильный анализ показывает такое же разделение на группы по размаху колебаний ДВН (табл. 3). На рис. 1, *Б* отчетливо видно сходство в этом отношении, с одной стороны, *Carex rupestris*, *Kobresia myosuroides* и *Dracocephalum altaiense*, а с другой — *Oxytropis strobilacea*, *Sanguisorba officinalis*, *Helictotrichon mongolicum*.

Содержание воды. В листьях растений СВ было высоким и составляло в среднем 2.081 $г_{воды}/г_{сух.массы}$ (табл. 1). Минимальная (в среднем) оводненность листьев наблюдалась у видов однодольных (*Carex rupestris*, *Helictotrichon mongolicum* и *Kobresia myosuroides*). Она составляла 1.583 $г_{воды}/г_{сух.массы}$. Причем различия между видами

ТАБЛИЦА 3

Квантили дефицита водного насыщения в листьях видов разнотравно-кобрезиевого сообщества

Виды	Квантили ДВН, (%)					Амплитуда $q_{0.9} - q_{0.1}$
	$q_{0.1}$	$q_{0.25}$	$q_{0.5}$	$q_{0.75}$	$q_{0.9}$	
Carex rupestris	6.4	11.3	17.1	21.5	26.7	20.2
Dracocephalum altaiense	4.4	10.4	16.3	22.5	29.7	25.3
Helictotrichon mongolicum	3.8	6.5	10.3	15.1	19.5	15.7
Kobresia myosuroides	6.7	11.2	17.7	25.0	31.0	24.3
Oxytropis strobilacea	3.6	6.6	11.2	16.5	22.4	18.8
Sanguisorba officinalis	4.0	6.2	10.6	13.8	19.2	15.2

очень незначительны и укладываются в довольно узкий интервал значений (табл. 1). У видов двудольных (*Dracocephalum altaiense*, *Oxytropis strobilacea*, *Sanguisorba officinalis*) оводненность листьев в среднем была заметно выше — 2.761 $г_{воды}/г_{сух.массы}$.

Однако по размаху колебаний оводненности листьев *Sanguisorba officinalis* сходен с группой видов однодольных (табл. 4). Несмотря на то что среднее значение СВ у этого вида достаточно высокое, он имеет сравнительно небольшую амплитуду колебаний (рис. 1, *В*).

Приведенные данные свидетельствуют о том, что водный режим растений сообщества был не очень напряженный, а условия произрастания, по-видимому, соответствовали их экологической приуроченности. Это выражается в сравнительно высоких значениях интенсивности транспирации и оводненности листьев и умеренных величинах дефицита водного насыщения (табл. 1—4).

По методу, предложенному ранее (по ИТ) (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990), были рассчитаны матрица экологического сходства, эффективность использования почвенной влаги растениями и относительная конкурентоспособность видов (табл. 5).

Индексы экологического сходства ρ характеризуют степень экологического сходства между видами. Считается, что если $|\rho| \leqslant 1$, то сходство между видами велико; если $|\rho| > 1$, то сходство выражено слабо; при $|\rho| > 3$ сходство между видами не выражено (Джиллер, 1988). Наибольшее экологическое сходство в нашем случае наблюдается внутри двух групп видов. С одной стороны, это *Carex rupestris*, *Helictotrichon mongolicum* и *Kobresia myosuroides*. Причем наибольшее сходство наблюдается между последними двумя видами (табл. 5). С другой стороны, очень близки по использованию почвенной влаги *Dracocephalum altaiense*, *Oxytropis strobilacea*, *Sanguisorba officinalis*. Можно отметить также существенное экологическое сходство между *Carex rupestris* и *Sanguisorba officinalis* (табл. 5).

Ранее было показано (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990), что средние величины экологического сходства довольно точно отражают относительную конкурентоспо-

ТАБЛИЦА 4

Квантили содержания воды в листьях видов разнотравно-кобрезиевого сообщества

Виды	Квантили СВ, $г_{воды}/г_{сух.массы}$					Амплитуда $q_{0.9} - q_{0.1}$
	$q_{0.1}$	$q_{0.25}$	$q_{0.5}$	$q_{0.75}$	$q_{0.9}$	
Carex rupestris	1.242	1.375	1.551	1.747	2.053	0.810
Dracocephalum altaiense	2.317	2.571	3.008	3.494	3.819	1.503
Helictotrichon mongolicum	1.165	1.268	1.513	1.755	2.149	0.984
Kobresia myosuroides	1.242	1.326	1.494	1.695	2.027	0.784
Oxytropis strobilacea	1.926	2.236	2.546	2.906	3.274	1.348
Sanguisorba officinalis	2.003	2.216	2.448	2.756	2.942	0.939

ТАБЛИЦА 5

Матрица экологического сходства видов разнотравно-кобрезиевого сообщества

						$\bar{\rho}$	$\lvert\bar{\rho}\rvert$	Эф	*i*
Helictotrichon mongolicum	−0.089	−0.211	−1.034	−1.148	−1.207	−0.738	0.738	0.74	0.43
0.089	*Kobresia myosuroides*	−0.139	−1.012	−1.126	−1.186	−0.765	0.710	0.79	0.45
0.211	0.139	*Carex rupestris*	−0.857	−1.041	−1.107	−0.531	0.671	0.86	0.48
1.034	1.012	0.857	*Sanguisorba officinalis*	−0.481	−0.578	0.369	0.792	1.48	0.66
1.148	1.126	1.041	0.481	*Dracocephalum altaiense*	−0.102	0.739	0.780	2.07	0.73
1.207	1.186	1.107	0.578	0.102	*Oxytropis strobilacea*	0.836	0.836	2.24	0.75

Примечание. $\bar{\rho}$ — средние величины экологического сходства каждого вида с остальными; Эф — эффективность использования почвенной влаги; *i* — индекс относительной конкурентоспособности.

собность видов. По предложенной этими авторами формуле мы оценили относительную конкурентоспособность видов разнотравно-кобрезиевого сообщества как функцию среднего показателя экологического сходства каждого вида в сравнении с другими видами сообщества (табл. 5; видно, что наибольшая относительная конкурентоспособность соответствует наименьшим значениям соответствующего индекса и наоборот). Нужно отметить, что определенная таким образом относительная конкурентоспособность вида может отражать его положение в сообществе только по использованию этим видом почвенной влаги. Из табл. 5 следует, что большей относительной конкурентоспособностью обладают *Helictotrichon mongolicum*, *Kobresia myosuroides* и *Carex rupestris*, меньшей — *Sanguisorba officinalis*, *Dracocephalum altaiense*, *Oxytropis strobilacea*. Точно так же виды распределяются по эффективности использования почвенной влаги Эф (которая определена как функция интенсивности транспирации по формуле, предложенной С. Н. Шереметьевым, Л. Жаргалсайханом, 1990). Это вполне естественно, поскольку очевидно, что виды, наиболее эффективно использующие почвенную влагу, являются и более конкурентоспособными. Однако следует отметить, что *Helictotrichon mongolicum*, безусловно, не является доминантом данного сообщества и занял заметные позиции в нем только благодаря относительно более теплым условиям произрастания в годы проведения наблюдений. В более холодные годы этот вид вообще не представлен в данном сообществе. Поэтому величину относительной конкурентоспособности, приведенную выше, можно рассматривать как некий потенциал, который может реализоваться в определенных экотопических условиях.

Фотосинтез. Исследованные растения довольно существенно различаются по максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза ($ПИФ_{max}$): самые большие величины обнаружены у представителей лугового разнотравья *Sanguisorba officinalis* и *Oxytropis strobilacea* (соответственно 57 и 54 мг CO_2/г·ч, а самая малая — у высокогорного степного злака *Helictotrichon mongolicum* (31 мг CO_2/г·ч). Эдификаторы разнотравно-кобрезиевого луга *Kobresia myosuroides* и *Carex ruspestris* по данному показателю занимают промежуточное положение — 38 и 35 мг CO_2/г·ч соответственно (табл. 6). Однако величина фотосинтетического потенциала ($ПИФ_{max}$) является внешним проявлением структурно-функциональных свойств ассимиляционного аппарата отдельного вида и не отражает его адаптационные возможности. Последние характеризует реализация фотосинтетической способности во временной динамике или в зависимости от отдельных ведущих факторов среды.

ТАБЛИЦА 6

Значения показателей фотосинтетической деятельности растений разнотравно-кобрезиевого сообщества, 1978 г.

Виды	ПИФ$_{max}$, мг CO_2/г$_{сух. массы}$ · ч	$Р_{дм}$, %	$Р_{фс}$, %	$Ф_{отн}$, %
Carex rupestris	35	85	81	92
Helictotrichon mongolicum	31	71	83	58
Kobresia myosuroides	38	79	82	60
Oxytropis strobilacea	54	75	87	56
Sanguisorba officinalis	57	76	91	50

Примечание. ПИФ$_{max}$ — максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза, $Р_{дм}$ — реализация дневного максимума фотосинтеза, $Р_{фс}$ — реализация максимальной фотосинтетической способности, $Ф_{отн}$ — коэффициент использования света.

Особенности дневных изменений усвоения CO_2 отражает показатель реализации дневного максимума фотосинтеза $Р_{дм}$ (отношение средней интенсивности процесса за время дня, когда он не лимитирован светом, к максимальной). Различия между растениями сообщества по средним значениям показателя небольшие — от 85 % у *Carex rupestris* до 71 % у *Helictotrichon mongolicum* (табл. 6). В пойменных, степных и пустынных сообществах Монголии величина $Р_{дм}$ положительно коррелирует с теплоустойчивостью фотосинтеза и растительных организмов в целом (Слемнев, 1996). Напротив, в высокогорных условиях даже в нешироком интервале величин $Р_{дм}$ по косвенным признакам отчетливо прослеживается их сопряженность с холодоустойчивостью растений. Так, *Carex rupestris* и *Kobresia myosuroides*, имеющие наибольшие значения $Р_{дм}$ (85 и 79 % соответственно), считаются типичными криофитами ангаридского генезиса и согласно своему габитусу занимают самые холодные микрониши в нижних ярусах травостоя. *Helictotrichon mongolicum* ($Р_{дм}$ — 71 %) как гемикриофит однозначно является наименее холодостойким, так как он выделен из общей фитомассы злаков только в умеренно теплом 1977 г. *Sanguisorba officinalis* и *Oxytropis strobilacea* ($Р_{дм}$ — 76 и 75 % соответственно) также уступают криофитным осокам в холодоустойчивости, поскольку долевое участие разнотравья в фитомассе сообщества увеличивается в теплые вегетационные периоды (Банникова, 1978).

Количественным выражением характера вегетационных изменений фотосинтеза является показатель реализации максимальной фотосинтетической способности $Р_{фс}$ (отношение среднего за вегетацию растений дневного максимума ПИФ к ПИФ$_{max}$). В аридных экосистемах Монголии на фитоценотическом уровне $Р_{фс}$ служит индикатором влагообеспеченности экотопов и критерием конкурентной способности растений в борьбе за влагу (неодинаковая степень использования водного ресурса разными видами при равной его доступности) (Слемнев, 1990). По $Р_{фс}$, так же как и по $Р_{дм}$, растения исследованного сообщества различаются несущественно. Однако группа однодольных отличается от видов разнотравья сближенными величинами $Р_{фс}$ в группе (81—83 %, табл. 6). Поскольку корневые системы *Carex rupestris*, *Helictotrichon mongolicum* и *Kobresia myosuroides* занимают один и тот же почвенный слой (до 30—35 см), равенство величин $Р_{фс}$ означает, что между перечисленными видами отсутствует конкуренция за влагу. Отсутствует она также между однодольными и двудольными, несмотря на то что *Sanguisorba officinalis* и *Oxytropis strobilacea* имеют более высокие значения $Р_{фс}$ (91 и 87 % соответственно, табл. 6). Жизнедеятельность растений этих групп разобщена в пространстве и во времени. Осевые и боковые корни стержнекорневого разнотравья проникают глубже основной массы корней однодольных в горизонты, где влажность почвы относительно стабильна. По феноритмотипу однодольные принадлежат к раннелетним видам, а двудольные — к позднелетним. Более ранним прохождением малого жизненного цикла у видов первой группы, по-видимому, можно объяснить различия по величинам $Р_{фс}$ между изученными представителями двудольных и однодольных. С другой стороны, не исключена

возможность и возникновения водного дефицита в поверхностных слоях почвы за счет потребления влаги конкурентно равными видами однодольных. Среди них у *Kobresia myosuroides* и *Carex rupestris* зарегистрированы самые большие средние и максимальные значения ДВН (табл. 1 и 3).

Исследованные растения принадлежат к светолюбивому типу. Их фотосинтез увеличивается пропорционально или экспоненциально по мере возрастания интенсивности света вплоть до полного солнечного. Исключение составляет *Carex rupestris*, у которого при 60—80 % максимальной освещенности наблюдается световое насыщение фотосинтеза. Однако в специфических условиях высокогорий (преобладание облачной и ненастной погоды летом) особый интерес представляет реакция фотосинтеза растений на весь диапазон освещенности и особенно на слабый свет. Эту реакцию характеризует коэффициент использования света $Ф_{отн}$ (реализация максимального уровня ПИФ на световой кривой при половине солнечного света). Распределение растений сообщества по $Ф_{отн}$ подчиняется строгой закономерности в связи с габитусом вида, положением его в травостое, строением и ориентацией ассимиляционного аппарата. Так, *Carex rupestris*, *Kobresia myosuroides* и *Helictotrichon mongolicum* с высокой эффективностью утилизируют слабый свет ($Ф_{отн}$ — 92, 60 и 58 % соответственно) (табл. 6). Их узколинейные листья, ориентированные вертикально или под некоторым углом к земной поверхности, довольствуются в дневное время прямым скользящим и рассеянным светом. Кроме того, мелкая осока *Carex rupestris*, с самой большой величиной $Ф_{отн}$, занимает микропонижения и нижние яруса в травостое, частично или полностью затеняемые верхним пологом. Более высокая кобрезия и крупный овсец размещаются в средней и верхней части полога и затеняются в меньшей мере. С другой стороны, пластинчатые листья *Sanguisorba officinalis* и *Oxytropis strobilacea* ориентированы практически параллельно земной поверхности и бóльшую часть дня получают прямой солнечный свет. Из них *Oxytropis strobilacea* имеет бóльшую величину $Ф_{отн}$ (56 %), так как в отличие от крупной кровохлебки ($Ф_{отн}$ = 50 %) обитает в нижних ярусах травостоя. Следовательно, значения $Ф_{отн}$ отрицательно коррелируют с тем световым довольствием, которое каждый вид получает в фитоценозе.

Анализ ассимиляционной деятельности растений показал, что сходство или различия между видами по интегральным параметрам фотосинтеза прямо или косвенно сопряжены с биолого-морфологическими свойствами видов и их экотопической приуроченностью (положением в фитоценозе). Кроме того, выявлена направленность изменений этих параметров, выгодная для растений с позиции их адаптации к условиям среды: более приспособленные виды должны быть холодостойкими, эффективно извлекать влагу и максимально использовать лучистую энергию солнца. Такие преимущества отражены наибольшими значениями $P_{дм}$, $P_{фс}$ и $Ф_{отн}$. Эти предпосылки дают основание применить интегральные параметры фотосинтеза для установления (уточнения) экологического и фитоценотического статуса видов. Однако ни по одному из параметров, характеризующему реакцию фотосинтеза только на отдельный фактор среды, невозможно определить «истинный» статус вида, так как в природе нет приоритета факторов. Все они воздействуют на растения в комплексе и одновременно. Поэтому поставленную задачу также следует решать по совокупности показателей фотосинтеза.

Для получения более полного представления о сходстве и различии видов по совокупности показателей фотосинтеза и водного режима использован метод морфокинетического синтеза отношений пространственных и функциональных данных (рис. 2).

Из распределения растений сообщества в поле отличий по показателям $P_{дм}$, $P_{фс}$ и $Ф_{отн}$ видно, что они не разделяются на кардинально разнородные группы (рис. 2, *а*). Тем не менее виды располагаются в строго иерархической последовательности, совпадающей с их фитоценотическим статусом. Наибольшие и мало различающиеся между собой значения коэффициента отличий со знаком «+» ($КО_{«+»}$) свойственны эдификаторам сообщества *Carex rupestris* ($КО_{«+»} = 0.53$) и *Kobresia myosuroides*

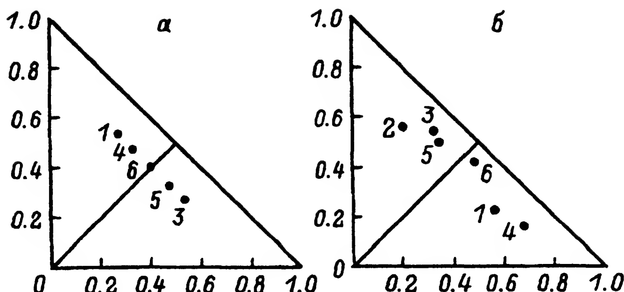


Рис. 2. Распределение растений (*1—6*) разнотравно-кобрезиевого сообщества по совокупности показателей фотосинтеза (*а*) и водного режима (*б*). По осям абсцисс — КО$_{«-»}$, по осям ординат — КО$_{«+»}$.

(КО$_{«+»}$ = 0.47). Самые малые величины найдены у видов *Oxytropis strobilacea* (КО$_{«+»}$ = 0.33) и *Helictotrichon mongolicum* (КО$_{«+»}$ = 0.27), характерных для сообщества. Промежуточное положение занимает *Sanguisorba officinalis* (КО$_{«+»}$ = 0.40), вид, который тяготеет к статусу содоминанта.

Компактное расположение в поле отличий может означать, что, во-первых, конкуренция между ними за ресурсы среды слабая или отсутствует и, во-вторых, что факторы среды в этот вегетационный период (1978 г.) в той или иной степени гармонируют с нормами реакции на них фотосинтеза у всех исследованных растений.

Результаты системного синтеза подтвердили теоретическое обоснование направленности изменений показателей фотосинтеза, благоприятной для жизнедеятельности растений. Наиболее приспособленные из них характеризуются наивысшей степенью реализации максимальной фотосинтетической способности в ответ на комплекс факторов среды, и наоборот.

Сравнение видов по совокупности среднедневных величин показателей водного режима и их коэффициентов вариации также демонстрирует характерное распределение видов в поле отличий (рис. 2, *б*). Самое нижнее положение в этом поле отличий занял доминант данного сообщества *Kobresia myosuroides* (коэффициент отличий со знаком «минус» КО$_{«-»}$ = 0.68). Здесь же располагается и содоминант *Carex ruspestris* (КО$_{«-»}$ = 0.56). В верхней части поля отличий оказались виды, занимающие в сообществе подчиненное положение, такие как *Oxytropis strobilacea*, *Helictotrichon mongolicum*, *Dracocephalum altaiense* (КО$_{«-»}$ — 0.34, 0.32, 0.20 соответственно). Промежуточное положение, так же как и по фотосинтезу, занял вид *Sanguisorba officinalis* (КО$_{«-»}$ = 0.48).

Между относительной конкурентоспособностью видов и их положением в поле отличий по совокупности всех показателей водного режима имеется определенная связь (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990). Можно отметить, что виды, обладающие наибольшей относительной конкурентоспособностью, располагаются в нижней части поля отличий, и наоборот, наименее конкурентоспособные виды располагаются в верхней части поля отличий (рис. 2, *б*). Это вполне соответствует реальному положению видов в фитоценозе. *Kobresia myosuroides* и *Carex rupestris* являются безусловно доминирующими видами в разнотравно-кобрезиевом сообществе. В то же время *Dracocephalum altaiense*, *Helictotrichon mongolicum*, *Oxytropis strobilacea*, *Sanguisorba officinalis* имеют более низкий фитоценотический статус.

Таким образом, можно отметить, что функционирование растений и их положение в сообществе находятся в определенной связи. Анализ данных по совокупности интегральных показателей фотосинтеза и водообмена в определенной степени отражает фитоценотический статус видов и свидетельствует о тесной сопряженности и сбалансированности этих важнейших физиологических процессов. Функциональные особенности растительных организмов не только отражают адаптивные свойства и устойчивость видов к непрерывно изменяющейся среде обитания, но и определяют их жизненные позиции при совместном обитании в фитоценозах.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 95-04-11195а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банникова И. А. Высокогорный разнотравно-кобрезиевый луг в Восточном Хангае // География и динамика растительного и животного мира МНР. М., 1978. С. 93—98.

Банникова И. А. Растительный покров. Структура высотной поясности // Горная лесостепь Восточного Хангая (МНР). Природные условия (сомон Тэвшрулэх). М., 1983. С. 89—130.

Банникова И. А., Измайлова Н. Н., Максимович С. В. Водный баланс и продуктивность высокогорного кобрезиевого луга в Восточном Хангае // Экология. 1980. № 5. С. 27—35.

Береснева И. А. Климат // Основные черты растительного покрова МНР. М., 1986. С. 32—38.

Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., 1965. 311 с.

Джиллер П. Структура сообщества и экологическая ниша. М., 1988. 184 с.

Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 2. С. 171—185.

Измайлова Н. Н., Банникова И. А., Береснева И. А. и др. Водообмен и продуктивность растительных сообществ в связи с климатическими особенностями территории // Горная лесостепь Восточного Хангая (МНР). Природные условия (сомон Тэвшрулэх). М., 1983. С. 135—148.

Карамышева З. В., Банзрагч Д. О некоторых ботанико-географических закономерностях Хангая в связи с его районированием // Растительный и животный мир Монголии. Л., 1977. С. 7—26.

Максимович С. В. Почвенный покров. Структура высотной поясности // Горная лесостепь Восточного Хангая (МНР). Природные условия (сомон Тэвшрулэх). М., 1983. С. 89—130.

Слемнев Н. Н. Особенности фотосинтетической деятельности растений Монголии: Эволюционные, экологические и фитоценотические аспекты // Физиол. раст. 1996. Т. 43. № 3. С. 418—436.

Слемнев Н. Н. Экология фотосинтеза в связи с закономерностями жизнедеятельности растений степей и пустынь Монголии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1990. 36 с.

Стефанов С. Б. Морфокинетический синтез отношений пространственных и функциональных данных // Биофизика. 1974. Т. 19. № 5. С. 884—887.

Шереметьев С. Н., Жаргалсайхан Л. Экология водного режима степных растений Монголии. Л., 1990. 110 с.

Юнатов А. А. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. М.; Л., 1950. 224 с.

Catsky G. Determination of water deficit in disk cut of foliage leaves // Biol. Plant. 1962. Vol. 4. P. 306—314.

Институт ботаники АН Монголии
Улан-Батор
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 X 1996

SUMMARY

Main characteristics of water relations and photosynthesis of the species from highland Kobresia myosuroides + Carex rupestris + Sanquisorba officinalis community in East Hangay are presented. The variation of transpiration rate water content, water saturation deficit and integral parameters of photosynthesis are discussed with reference to biological morphological patterns and position of plants in phytocoenosis.

УДК 581.11 Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 5

© К. М. Хайлов, Е. В. Шошина, Д. М. Смолев

СРАВНЕНИЕ СОБСТВЕННОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ ВОДООБМЕНА В ТКАНЯХ И ОРГАНАХ НИЗШИХ ВОДНЫХ И ВЫСШИХ НАЗЕМНЫХ РАСТЕНИЙ

K. M. KHAILOV, E. V. SHOSHINA, D. M. SMOLEV. THE COMPARISON OF INTERNAL INTENSITY OF WATER EXCHANGE IN THE TISSUES AND ORGANS OF LOWER AQUATIC AND HIGHER TERRESTRIAL PLANTS

На основе единой методологии у морских водорослей и у наземных травянистых и древесных растений проведено эмпирическое сравнение собственной интенсивности водообмена (СИВ), присущей отключенным от листовой транспирации и корневого давления стеблевым высечкам и отделенным от материнского растения зрелым плодам и корнеплодам. Показано, что у всех перечисленных объектов объемная СИВ является функцией стационарного объема воды, но более существенным образом связана с величиной удельной поверхности ткани или органа растения. Рассчитаны и сравниваются численные значения коэффициентов уравнений, описывающих названные зависимости у разных видов и тканей водных и наземных растений (у последних — в разное время года). Значительного их различия по величинам СИВ (в сравнимых условиях) не обнаружено. Различие стеблевых структур водорослей и наземных растений проявляется в неодинаковом долевом участии в водообмене боковой транспирации и продольного переноса воды в стебле. Стеблевая СИВ и интенсивность водообмена стебля в составе растения с функционирующим листовым аппаратом могут различаться от 2 до 500 раз в зависимости от положения ткани в растении и от внешних факторов.

Водообмен у всех организмов является одинаково важной базовой жизненной функцией, с которой связаны все другие формы обмена веществ. Однако давно и подробно изучаемый у высших наземных растений, он остается практически неизученным у низших водных — водорослей. Между тем все водоросли, обитающие в приливно-отливной зоне, дважды в сутки оказываются в воздушной среде, испаряют воду с поверхности клеток и талломов, а с приливом вновь ее поглощают всей поверхностью. Несомненно водообмен у водорослей происходит и в погруженном состоянии, но численных его оценок нет. Хотя динамика потери воды морскими многоклеточными водорослями при осушении неоднократно обсуждалась (Brown, 1987; Thomas et al., 1987), единообразно полученных и корректно сравнимых данных по интенсивности потери воды с единицы живой поверхности слоевищ разных видов, либо на единицу их массы или объема тела в литературе нет. Тем более нет объективного численного сравнения интенсивности водопотерь и водообмена (потерь воды, отнесенных к ее стационарному объему в тканях и органах) у наземных и водных растений.

Задача этой работы — провести сравнение собственной (присущей самим тканям в отсутствие листовой транспирации и корневого давления) интенсивности водообмена в тканях и органах разных групп растений (с пониманием некоторой условности, сопутствующей понятию «собственная»).

Методология, объекты, методы

По физическим и геометрическим соображениям, основными относящимися к водообмену параметрами любых растений и отдельных тканей можно считать их геометрический объем V_r, рассчитываемый на основе морфометрии, общий объем воды в объекте V, убыль воды $\overrightarrow{V}$ за время t (в стационарном состоянии, которое предполагается, приток воды равен ее оттоку), внешнюю поверхность объекта S, через которую, как правило, проходит основной поток обменивающейся воды. Тогда для любой системы организменного или экологического уровня интенсивность водообмена μ_v в расчете на единицу стационарного объема воды равна

$$\mu_v = \overrightarrow{V} / Vt. \qquad (1)$$

В расчете на единицу сухой массы W

$$\mu_w = \vec{V}/Wt, \quad (2)$$

и на единицу поверхности

$$\mu_s = \vec{V}/St. \quad (3)$$

При работе с отдельными тканевыми высечками за величину S можно принять как общую поверхность высечки, так и ее часть, что порождает ряд методических вопросов. У любой стеблевой высечки есть естественная боковая поверхность и 2 раневые. Хотя торцовая поверхность высечки — это раневый артефакт, через торцовое сечение стебля проходит естественный транспирационный ток воды, который желательно оценить. Соответственно можно рассчитать и сравнить μ_s боковой поверхности и μ_s торцовой. Желательно также сравнить потенциальные (в высечках) значения μ_v и μ_s с соответствующими оценками тех же тканей в составе целого растения, когда в вододинамике участвует листовая транспирация.

Выражения (1)—(3) имеют одинаковый физический смысл по отношению к любым организмам — растениям и животным, их органам и тканям, что, вообще говоря, открывает интересную возможность широкого общефизиологического сравнения. Однако в литературе по высшим наземным растениям чаще можно встретить оценки водообмена по данным об испарении с поверхности целого растения или отдельных его частей, причем чаще в терминах μ_s или μ_w и реже μ_v. В физиологии и экологии животных чаще публикуются значения μ_v (Гродзинский, Гродзинский, 1964). Они же используются и для оценки внутреннего круговорота жидкостей в теле животных и человека, особенно по данным о кровообращении (Богданов, Романовская, 1981).

Применительно к любому растению или его части значение объемной интенсивности водообмена удобно записать в виде

$$\mu_v = \vec{V}/(W_{\text{сыр}} - W_{\text{сух}})t,$$

где $\vec{V}$ — потеря воды за время t, $W_{\text{сыр}}$ и $W_{\text{сух}}$ — сырая и сухая масса организма или его части.

Поскольку целью работы было основанное на единой методике сравнение собственной интенсивности водообмена тканей разных растительных объектов, в исходный экспериментальный материал включили слоевища морских многоклеточных водорослей, ветви, стебли, листья и плоды высших наземных растений.

Слоевища морских макрофитов, имеющие морфологически выраженные стебли, — *Cystoseira crinita* Agardt. из Черного моря и *Alaria eculenta* S. et G. из Баренцева моря — отбирали с глубины в несколько метров в период с июня по август. Молодые побеги высших наземных растений — ясеня *Fraxinus americana* L., ореха грецкого *Juglans regia* L., винограда дикого *Vitis sylvestris* Gmel., винограда культурного *V. vinifera* L., парнолистника обыкновенного *Zygophyllum fabago* L., цветоносные стебли ириса садового *Iris pallida* L., соломины райграса *Lolium perenne* L. и овсюга *Avena fatua* L. изучали в условиях Крыма, в основном в период интенсивного весеннего роста (апрель, май). Некоторые виды отбирали с апреля по октябрь, имея в виду сезонное изменение внешних условий и физиологических процессов.

В отдельную выборку включили плоды и корнеплоды: клубни картофеля; луковицы лука; дыни, арбузы, яблоки, помидоры, ягоды винограда культурного, плоды шиповника *Rosa canina* L. и грецкого ореха (по 5—15 экз. каждого вида). Побеги и плоды грецкого ореха отбирали в конце июля и в октябре, овощи и фрукты — при полной зрелости (конец августа). Индивидуальная масса плодов — от 0.5 г (шиповник) до 1.5 кг (арбуз) сырой массы.

Из молодых стеблей наземных растений 10—90 см дл. делали высечки примерно 2—3 см дл. (обычно из каждой мутовки, или через мутовку, последовательно от верхушки к основанию).

У некоторых видов наземных растений делали также круглые (1.8 см в диам.) высечки из листьев на тех же побегах, из которых брали стеблевые образцы, что

позволяет сравнивать интенсивность их потенциального водообмена в одном ряду. У аларии такие же высечки были сделаны в разных местах пластины.

Высечки экспонировали на лабораторном, не освещаемом солнцем столе при температуре 18—22 °С (листовые высечки располагали «световой» стороной вверх), предварительно взвесив их с точностью до 0.0001 г. Существенно, чтобы потеря воды за время *t* не превышала 15—25 % от ее начального содержания (по результату специального методического эксперимента). Большинство образцов за 20—60 мин теряли часть содержащейся в них воды (а тонкие стеблевые и листовые высечки из водорослей — за 2—3 мин) (время измерялось с точностью до 1 мин). По окончании экспозиции взвешивание повторяли (для расчета *V*). Затем все высечки высушивали до постоянного веса (для расчета исходного стационарного объема воды *V*). Таким образом, набор морфометрических и других связанных с потенциальным водообменом параметров имелся индивидуально для каждого стеблевого или листового образца, что позволяло надежно рассчитывать для размерных рядов высечек соотношения их параметров, коэффициенты соответствующих уравнений и статистики к ним.

Одна из методических задач состояла в том, чтобы из общей объемной интенсивности водообмена вычленить отдельно обмен через боковые поверхности и отдельно — через торцовые. С этой целью из каждого стебля наземного растения или слоевища отбирали 2 группы высечек. В 1-й группе боковую поверхность плотно обматывали клейкой водонепроницаемой лентой, чтобы предотвратить испарение через нее. Первая группа давала значения $\mu_{v общ.}$. Вторая группа позволяла вычленить (см. далее) величину водопотерь через 2 торцовые поверхности при закрытой боковой. Для сравнения низших водных и высших наземных растений такой эксперимент был проведен на стеблевых структурах цистозиры и побегах дикого винограда.

Чтобы составить предварительное представление о том, насколько собственная интенсивность водопотерь (СИВ) у стеблевых высечек наземных растений, определяемая при отсутствии листьев, может быть ниже СИВ, присущей тканям в составе целого растения или ветви (при испарении с листьев в тех же лабораторных условиях), был проведен отдельный эксперимент. Ветку парнолистника, срезанную вблизи корня, имеющую 6 порядков ветвления и более 100 листьев, срезали точно поперек стебля так, чтобы между срезом и ближайшей (сверху) мутовкой оставался торчащий участок стебля более 3 см дл. Ветку взвешивали, помещали в лаборатории и за время *t* она теряла часть воды. Потерю воды рассчитывали на единицу поверхности торцового среза. Эта величина характеризовала водопропускную способность ткани, присущую ей в лабораторных условиях при наличии листовой транспирации ($\mu_{s торц.}$ ветки). После этого с торчащего участка стебля делали высечку 2—3 см дл. и экспонировали ее в тех же условиях. Потеря воды высечкой отражает ее собственную водопропускную способность безотносительно к листовой транспирации ($\mu_{s торц.}$ высечки). Операцию сравнения провели на междоузлиях каждого из 6 порядков ветвления, определяя различие двух значений торцовой плотности потока воды по всему профилю ветки, от нижнего до верхнего междоузлия.

Нельзя не заметить, что при взятии высечек из растений исследователь выбирает длину стеблевой высечки и диаметр листовой произвольно, создавая в какой-то мере искусственные объекты. Геометрические пропорции высечек могут быть иными, чем у целостных структурных элементов растения (например, диаметр стебля на каждом участке отчасти коррелирует с длиной междоузлия; эти параметры взаимосвязаны). Понятно, что от длины стеблевых высечек (при равенстве диаметра) зависит значение μ_v. В связи с этим необходимо выяснить, в какой мере произвольный выбор длины высечек влияет на расчетную интенсивность водообмена. Этот вопрос будет обсуждаться с учетом полученных данных.

Результаты и обсуждение

Интенсивность водообмена в расчете на единицу стационарного объема воды и на единицу сухой массы может быть рассмотрена как функция того и другого. В логарифмической форме это

$$\lg\mu_v = \lg a_1 + b_1 \lg V, \tag{4}$$

$$\lg\mu_v = \lg a_2 + b_2 \lg W, \tag{5}$$

$$\lg\mu_{w'} = \lg a_3 + b_3 \lg V, \tag{6}$$

$$\lg\mu_{w'} = \lg a_4 + b_4 \lg W. \tag{7}$$

На рис. 1 показана зависимость, отвечающая уравнению (4) для всей совокупности полученных нами данных (459 образцов стеблевых и листовых высечек водных и наземных растений, плодов и корнеплодов). Численные значения коэффициентов a и b для (4) и для сравнения (5)—(7) приведены в таблице.

Какое из (4)—(7) выражений лучше использовать, зависит от цели исследователя и степени скоррелированности параметров. В лимнологии и океанологии для описания водообмена озер и морей используют (4). В физиологии животных прибегают к (4) и (5). В экологии (5) и (7) применяют для описания интенсивности фильтрации воды разными видами беспозвоночных. В физиологии растений возможно использование всех этих соотношений. Поскольку преимущества того или иного уравнения выявляются путем сравнения по отношению к какой-то общей выборке, мы рассчитали численные значения их коэффициентов по отношению к сводной выборке из 414 образцов.

В нашем случае выражение (4) несколько более предпочтительно, хотя, судя по таблице, его статистическое преимущество перед (5) и (7) невелико. Однако, используя соотношения $\mu_v(V)$ и $\mu_v(W)$ при работе с высечками, исследователь неизбежно увеличивает дисперсию определяемого параметра тем, что в той или иной мере произвольно задает длину стеблевой (или диаметр листовой) высечки. Чтобы уменьшить влияние этого недостатка, можно обратиться к связи μ_v с величиной удельной поверхности объекта, S/V_r.

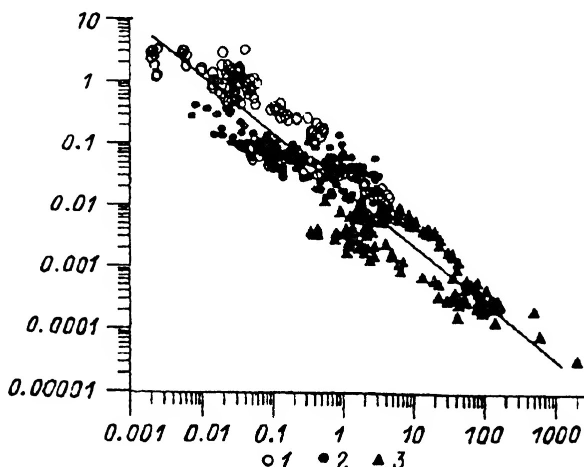


Рис. 1. Соотношение объемной интенсивности водообмена и стационарного объема воды в объекте в размерном ряду, включающем высечки из слоевищ морских многоклеточных водорослей (*1*), стеблевые и листовые высечки из высших наземных растений (*2*), а также плоды и корнеплоды высших наземных растений (*3*).

По оси абсцисс — объем, V, см^3; по оси ординат — интенсивность водообмена, ч$^{-1}$.

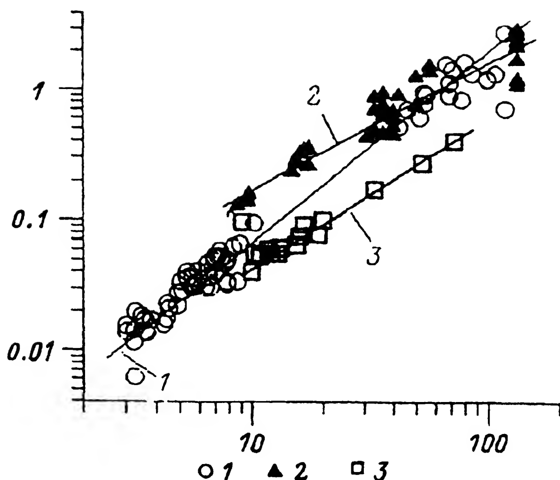


Рис. 2. Соотношение объемной интенсивности водообмена и удельной поверхности в высечках из слоевищ цистозиры (*2*), аларии (*1*) и в стеблевых высечках из молодых побегов винограда (*3*).

По оси абсцисс — удельная поверхность S/V_r, см$^{-1}$; по оси ординат — объемная интенсивность водообмена μ_v, ч$^{-1}$.

На рис. 2 связь объемной интенсивности водообмена и удельной поверхности объекта показана для стеблевых и листовых высечек 3 видов морских водорослей и молодых стеблей дикого винограда. 2 вида цистозир из Черного моря мало различаются между собой по связи μ_v с S/V_r (численные значения коэффициентов b в соответствующих уравнениях близки между собой (см. таблицу)). Мало различаются между собой и слоевища цистозиры бородатой, взятые из экологически разных местообитаний. Несколько ниже лежат значения μ_v аларии из Баренцева моря, возможно, по причине более низкой (на 10—12 °С), чем в Черном море, температуры воды. Заметим, что в группу тканевых образцов из аларии включены как стеблевые (в нижней и верхней части ствола), так и листовые высечки (с гладкой, тонкой пластины).

На рис. 3 приведено аналогичное соотношение для зрелых плодов и корнеплодов (арбуз, дыни, яблоки, ягоды винограда, помидоры, луковицы лука, клубни картофеля). Незрелые, собранные в начале их формирования (июнь) плоды грецкого ореха

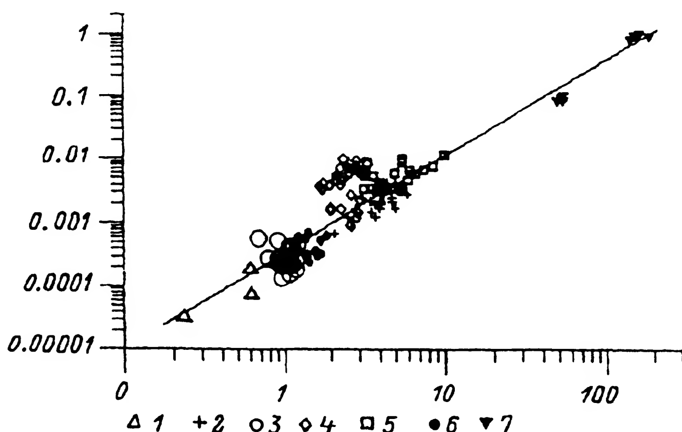


Рис. 3. Соотношение объемной интенсивности водообмена и удельной поверхности в плодах и корнеплодах высших наземных растений.

1 — арбуз и дыни; *2* — клубни картофеля, луковицы лука; *3* — яблоки; *4* — плоды грецкого ореха; *5* — плоды шиповника; *6* — помидоры; *7* — листья ореха и винограда. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Численные значения коэффициентов уравнений интенсивности водообмена, среднеквадратические отклонения (δ) и квадратические коэффициенты корреляции (R^2)

Объекты		Связь параметров	Номер уравнения в тексте	Объем выборки	Коэффициенты и их среднеквадратические отклонения		R^2
					$\lg a \pm \delta$	$b \pm \delta$	
Вся совокупность образцов (высечки, плоды, корнеплоды)		$\mu_v(V)$	4	454	−1.804±0.406	−0.833±0.016	0.85
		$\mu_v(W)$	5	454	−2.359±0.455	−0.889±0.020	0.80
		$\mu_w(V)$	6	454	−1.165±0.497	−0.718±0.020	0.73
		$\mu_w(W)$	7	454	−1.696±0.431	−0.818±0.019	0.80
Высечки из низших водных растений	цистозира бородатая	$\mu_v(S/V)$	8	26	−1.827±0.073	1.090±0.038	0.97
	цистозира косматая (1)	$\mu_v(S/V)$	8	18	−2.000±0.038	1.300±0.034	0.99
	цистозира косматая (2)	$\mu_v(S/V)$	8	19	−1.890±0.177	1.260±0.145	0.81
	алария	$\mu_v(S/V)$	8	67	−2.539±0.120	1.380±0.028	0.97
Высечки из высших наземых растений	овсюг	$\mu_v(S/V)$	8	19	−2.517±0.097	1.070±0.107	0.88
	райграс	$\mu_v(S/V)$	8	13	−2.592±0.102	1.407±0.179	0.85
	виноград дикий	$\mu_v(S/V)$	8	16	−2.279±0.101	0.986±0.010	0.87
	орех грецкий	$\mu_v(S/V)$	8	31	−1.913±0.092	0.638±0.073	0.72
	ясень	$\mu_v(S/V)$	8	15	−2.517±0.097	1.075±0.107	0.88
Плоды и корнеплоды		$\mu_v(S/V)$	8	62	−3.495±0.201	1.617±0.069	0.90

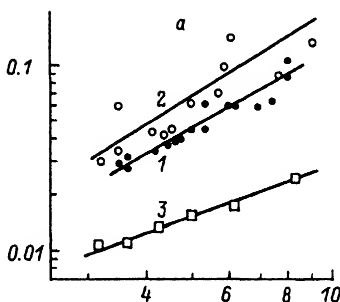
ложатся несколько выше общей регрессии, что характерно и для молодых (собранных в июне) клубней картофеля (на рис. 3 не показаны). Интересно отметить, что в регрессию для зрелых плодов и корнеплодов хорошо укладываются также высечки из листьев, собранных одновременно с плодами (листья грецкого ореха и винограда).

Связь μ_v с S/V_r, показанная на рис. 2 и 3, описывается соотношением

$$\lg\mu_v = \lg a - b\lg(S/V_r). \qquad (8)$$

Обратим внимание на то, что S/V_r в (8) рассчитывается для стеблевых высечек из соотношения для цилиндра радиусом R: $S/V_r = 2/R$, а для плодов круглой формы $S/V_r = 3/R$. Выражение (8) снижает дисперсию μ_v вследствие произвольного размера высечек. Невысокий коэффициент корреляции между μ_v и длиной высечки показывает, что вклад этого последнего фактора в дисперсию невелик.

Важная роль геометрического параметра S/V_r, в значительной мере определяющего собственную интенсивность фотосинтеза и роста, ранее была описана у высших наземных (Расулов, Асроров, 1982) и у низших водных (Хайлов и др., 1991; 1992) растений. Здесь то же самое подтверждается по отношению к водообмену. Существенно, что численные значения коэффициента b в (8) оказались близки к значениям коэффициентов аналогичного уравнения, описывающего связь S/V_r и интенсивности фотосинтеза. Действительно, среднее значение коэффициента b в (8) для стеблевых и листовых тканей 5 видов высших наземных растений равно 1.03 (см. таблицу), большой группы видов морских многоклеточных водорослей в уравнении для фотосинтеза, аналогичном (8), $b = 1.02$ (Хайлов и др., 1991 : 349); b в уравнении для связи S/V и интенсивности роста $b = 1.04$ (Хайлов и др., 1993). Иными словами, интенсивность фотосинтеза и роста в расчете на единицу объема или массы растения и объемная интенсивность водообмена хорошо коррелируют.



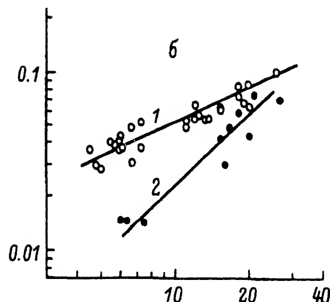


Рис. 4. Соотношение объемной интенсивности водообмена и удельной поверхности в стеблевых высечках наземных растений в разном функциональном состоянии.

а — ирис (*1* — 15 апреля; в период формирования бутонов; *2* — 11 мая, перед началом цветения; *3* — 2 июня, по окончании цветения); *б* — грецкий орех (*1* — 30 мая, в период интенсивного роста побегов; *2* — 23 октября, по завершении роста). Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Приводимые в справочной и учебной литературе транспирационные коэффициенты отражают связь интенсивности водообмена и синтеза органического вещества с другой стороны и в более осредненной форме. Табличные значения этого коэффициента фиксированы для каждого вида, тогда как зависимость СИВ от характерных для каждого вида геометрических форм позволяет предполагать зависимость от них также и транспирационных коэффициентов. К тому же эти коэффициенты сообщаются лишь для наземных растений, тогда как определенное соотношение между синтезируемым органическим веществом и проходящим через растение количеством воды, вероятно, существует и у растений, не соприкасающихся с воздухом.

Собственная интенсивность водообмена тканей зависит также от внешних условий, зафиксированных в функциональном состоянии растения. В отличие от тканей морских водорослей ткани разных видов высших травянистых и древесных растений различаются по величине СИВ весьма значительно (см. таблицу). Это объясняется вариабельностью влияющих на интенсивность водообмена внешних факторов: температурные, световые и трофические условия гораздо более постоянны в море, чем в наземной среде. Влажность почвы и воздуха в условиях Крыма весьма изменчивы и влияют на водообмен у высших растений; у находящихся в погруженном состоянии водорослей этот фактор отсутствует. При осушении же слоевищ собственная способность их тканей к водообмену лишь ненамного выше, чем у исконно наземных растений. Заметим, что речь здесь идет не о непосредственном влиянии внешних переменных (оно исключается стандартными условиями при проведении измерений), но о влиянии, зафиксированном в физиологическом состоянии тканей.

При измерениях, проводимых в разные сроки, у высших наземных растений отчетливо выявляется влияние на водообмен изменяющегося функционального состояния тканей, во многом определяемого сезонным изменением условий среды обитания. Из рис. 4, *а* следует, что в стеблях ириса, несущих молодые бутоны (15 апреля), распустившихся (11 мая), а затем с полностью увядшими цветами (22 мая), μ_v повышается при раскрытии бутонов, а затем значительно снижается. На побегах грецкого ореха измерения были проведены в июне и в октябре и отмечено значительное снижение интенсивности водообмена осенью при низких значениях S/V, т. е. по мере утолщения и вызревания стебля (рис. 4, *б*).

В стеблевых структурах целых растений интенсивность тока воды, рассчитанная на единицу площади поперечного сечения, является естественной и важной вододинамической характеристикой. В стеблевых высечках, т. е. без листовой транспирации и корневого давления, $\mu_{s\,торц.}$ принимает минимальное значение, присущее самой ткани и отвечающее понятию «потенциальное». Чтобы дифференцировать водообмен, происходящий через боковую поверхность и через торцовые срезы, проводили описанный в методическом разделе статьи опыт с экранированием боковой поверхности стеблевых высечек цистозиры и винограда.

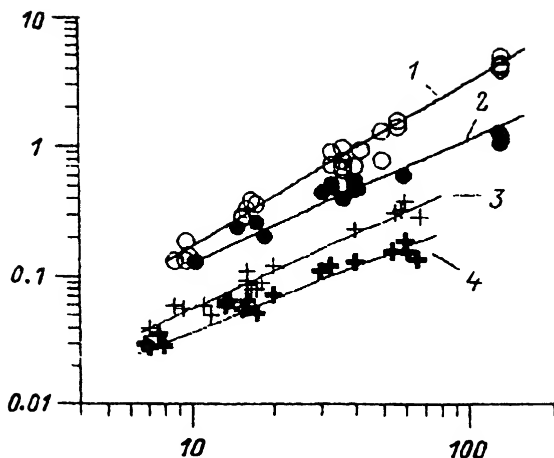


Рис. 5. Соотношение объемной интенсивности водообмена и удельной поверхности в высечках из осевых структур цистозиры (*1*, *2*) и из стеблей винограда (*3*, *4*) при открытой (*1*, *3*) и при экранированной (*2*, *4*) боковой поверхности.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

На рис. 5 показано, как в осевых структурах морской водоросли цистозиры бородатой и винограда дикого соотносятся значения μ_v, когда испарение воды происходит с боковых и торцовых поверхностей высечек и при закрытой водонепроницаемой пленкой боковой поверхности. На основании этих данных рассчитано процентное соотношение водообмена за счет боковых и торцовых поверхностей у названных видов (рис. 6). У обоих с увеличением S/V_r повышается долевое участие в водообмене боковой поверхности и соответственно снижается долевое участие продольного транспорта воды, что вполне естественно. Однако у винограда доля водообмена через боковую поверхность лежит в сравнительно узком диапазоне (20—50 %), тогда как у цистозиры — в широком (5—70 %). В отношении водообмена молодые осевые структуры водорослей выполняют такие же функции, как листья у высших растений.

Насколько водообмен стеблевых высечек может быть ниже водообмена при наличии вышележащих испаряющих структур, вода к которым подается через данный участок стебля? Обсудим этот вопрос по результатам сравнения μ_s через торцовый срез облиственной ветки парнолистника и через высечки с той же ветки (см. методический раздел статьи). На рис. 7 показано соотношение $\mu_{s\,торц.}$ у стеблевых высечек парнолистника и у веток, находящихся на разном расстоянии от верхушки стебля. Чем крупнее листья на ветке и чем их больше, тем в большей мере действительная пропускная способность стебля у ее основания отличается от собственной (минимальной) пропускной способности высечек. Вблизи корня собственная и в составе ветви водопропускная способность стебля в период интенсивного роста различается у парнолистника в 500 раз, тогда как вблизи верхушки всего в 1.5—2 раза.

Вопрос о сопоставимости приводимых выше величин водообмена у разных растений с литературными данными имеет несколько аспектов.

Прежде всего отметим, что сведения об интенсивности водообмена и о транспирации с единицы поверхности листьев и стеблей обычно приводятся (например: в Гродзинский, Гродзинский, 1964; Лархер, 1978; Двораковский, 1983) как некоторые средние для данного вида величины, вне связи с морфометрическими параметрами и положением листьев и стеблей в составе растения. Между тем диапазон, в котором лежат значения СИВ, составляет 6 порядков при различии V_r в 7 порядков (рис. 1). Действительные же значения интенсивности водообмена у растений должны различаться еще шире, так что средние значения представляются малоинформативными.

Например, в справочнике (Гродзинский, Гродзинский, 1964) имеется таблица, из которой следует, что у картофеля, овса и ярутки полевой интенсивность водообмена

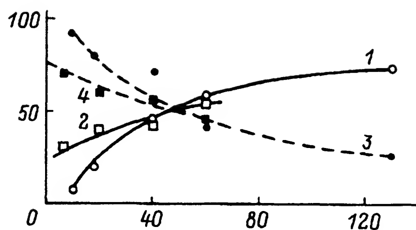


Рис. 6. Долевое участие боковой поверхности (*1* и 2) стеблевых высечек и их торцовых поверхностей, т. е. поперечных срезов (*3* и *4*) в общем водообмене у слоевищ цистозиры (*1* и 2) и у винограда (*3* и *4*).

По оси абсцисс — удельная поверхность S/V_r, см$^{-1}$; по оси ординат — доля от общей объемной интенсивности водообмена, %.

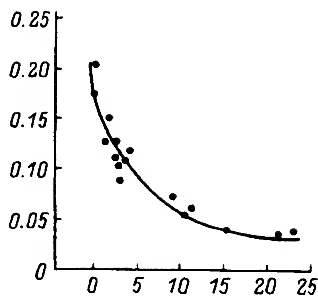


Рис. 7. Соотношение интенсивности водообмена в расчете на единицу торцовой поверхности (поперечного среза стебля) у целых веток парнолистника и у стеблевых высечек на окончаниях веток при разном расстоянии от верхушки стебля.

По оси абсцисс — $\mu_{s\,торц}$ ветки, мл. см$^{-2}$·ч$^{-1}$; по оси ординат — $\mu_{s\,торц}$ высечки, мл. см$^{-2}$ · ч$^{-1}$.

равна (в нашем пересчете) соответственно 0.027, 0.11 и 0.16 ч$^{-1}$ без указания, о каких частях растения или о растении в целом, а если так, то о растении какого размера идет речь. М. С. Двораковский (1983 : 72—73) со ссылкой на Лархера (1978) приводит график, из которого следует, что общая транспирация у ели и березы составляет 0.55 и 0.27 мг/см^2 · ч.

В наших экспериментах с листьями винограда (июнь), проведенных в описанных выше лабораторных условиях, потеря воды с поверхности листа составляла 0.24—0.55 мг/см^2 · ч. Другой эксперимент был проведен в июле со сложным листом грецкого ореха. Лист состоял из долей с поверхностью испарения от 32 до 117 см^2. Интенсивность потери воды на единицу поверхности составляла в тех условиях 0.32—0.93 мг/см^2 · ч, действительная объемная интенсивность водообмена на черешке сложного листа — 0.2 ч$^{-1}$, а СИВ на таком же черешке — 0.08 ч$^{-1}$.

Таким образом, хотя формально на вопрос о сопоставимости наших и литературных данных можно ответить утвердительно, на самом деле при том широком диапазоне, в котором собственная, а тем более в составе целого растения интенсивность водообмена может различаться, сравнение отдельных частных случаев малоинформативно.

Интересной в отношении водообмена и важной в практическом отношении группой объектов являются плоды наземных растений. Их специфика состоит в том, что в период зрелости и отделения от материнского тела их можно рассматривать как естественные высечки, геометрические пропорции которых исследователь водообмена никак не нарушает.

В отличие от стеблевых и листовых высечек объемная интенсивность водообмена у зрелых плодов наземных растений (рис. 3) связана с S/V более жестко ($R^2 = 0.9$ даже на сравнительно небольшой выборке, при $n = 62$; см. таблицу) вероятно потому, что влияние внешних переменных сказывается на них опосредованно, через снабжающие их вегетативные ткани. Более частный вывод состоит в том, что различия внешних покровов, внутреннего строения, формы и даже влажности плодов (обычно в %) не определяют собственную способность тканей к водообмену.

Заключение

Резюмируя, выделим фактологическую и методологическую стороны вопроса и их важную для понимания водообмена взаимосвязь.

При сопоставлении соответствующих функциональных параметров высших наземных возникают трудности и ограничения, обусловленные как существенным различием наземной и водной сред обитания, так и методической спецификой изучения названных групп. Проведенное выше сравнение интенсивности тканевых потерь воды в искусствен-

ных (но благодаря этому сопоставимых) условиях позволило сделать вывод, что различия интенсивности водообмена у этих групп растений невелики, так как на тканевом уровне водообмен определяется в основном общими для высших и низших, наземных и водных растений физико-геометрическими факторами.

В методологическом плане интересно отметить, что повторяется известная тенденция, состоящая в осознании иерархической компартментализации тела растения. Эта тенденция приводит к дифференцировке функциональных оценок и по отношению к водообмену, к необходимости соотнесения его интенсивности с размерами водных пулов. Сюда же добавляется еще один универсальный фактор — геометрия иерархически соподчиненных объемов тканей и органов растения.

Как и другие метаболические пулы, водный пул растения организован иерархически и соответственно регулируется. Если на уровне целого организма интенсивность водообмена водных и наземных растений определяется существенно разными комбинациями внутренних (в том числе видоспецифических) и внешних факторов, то на уровне тканей действуют комбинации более универсальных геометрических и физических факторов. Следствием этого и является эвристическая простота первичного (как в этой работе) формального описания связи интенсивности тканевого водообмена и определяющих его физико-геометрических переменных.

Авторы приносят благодарность Ю. А. Злобину и А. В. Празукину за обсуждение рукописи и полезные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богданов К. М., Романовская Л. Л. Биофизические закономерности обмена тритиевой воды в организме. М., 1981. 136 с.

Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев, 1964. 387 с.

Двораковский М. С. Экология растений. М., 1983. 190 с.

Лархер В. Экология растений. М., 1978. 384 с.

Расулов Б. Х., Асроров К. А. Зависимость интенсивности фотосинтеза различных видов хлопчатника от удельной поверхностной плотности листа // Физиология фотосинтеза. М., 1982. С. 270—282.

Хайлов К. М., Ковардаков С. А., Шмелева В. Л., Миничева Г. Г. Связь содержания хлорофилла, интенсивности фотосинтеза и роста с величиной удельной поверхности морских многоклеточных водорослей // Физиология растений. 1991. Т. 38. Вып. 2. С. 346—352.

Хайлов К. М., Празукин А. В., Ковардаков С. А., Рыгалов В. Е. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. Киев, 1992. 280 с.

Хайлов К. М., Ковардаков С. А., Празукин А. В., Рабинович М. А. Оценка продуктивности водорослей в биокосных фитосистемах на основе обобщенного уравнения интенсивности роста // Физиология растений. 1993. Т. 49. Вып. 6. С. 856—862.

Brown M. T. Effect of desiccation on photosynthesis of intertidal algae from southern New Zealand shore // Botanica marina. 1987. Vol. 30. P. 121—128.

Thomas T. E., Turpin D. H., Harrison P. J. Desiccation enhanced nitrogen uptake rates in intertidal seaweeds // Marine biology. 1987. Vol. 94. P. 293—299.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского НАН Украины
Севастополь
Мурманский морской биологический
институт РАН
Мурманск

Получено 27 II 1996

SUMMARY

The comparison of water exchange intensity in the tissues and organs was made between lower aquatic and higher terrestrial plants. Water exchange intensity was defined as water loss, divided by total water content in the given plant for the unit of time. In all samples the intensity of water loss and exchange is correlated with relative surface area of the plant. In terrestrial plants water exchange intensity is also influenced by the functional state of plant.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 581.526.325.3 (268) (261.2) : 58.252

© Yu. B. Okolodkov

A NEW COMBINATION AND NEW SPECIES OF *GYMNODINIUM*, *GYRODINIUM* AND *PROTOPERIDINIUM* (*DINOPHYCEAE*) FROM THE ARCTIC AND N. E. ATLANTIC

Ю. Б. ОКОЛОДКОВ. НОВАЯ КОМБИНАЦИЯ И НОВЫЕ ВИДЫ *GYMNODINIUM*, *GYRODINIUM* И *PROTOPERIDINIUM* (*DINOPHYCEAE*) ИЗ АРКТИКИ И СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АТЛАНТИКИ

Eight marine dinoflagellate species assignable to *Gymnodinium* (5), *Gyrodinium* (1) and *Protoperidinium* (2) from the Arctic and N. E. Atlantic are described, seven of them being new species. Unarmoured species are illustrated by the line drawings of live cells. The new species are *Gymnodinium acutiusculum*, *G. ovoideum*, *G. nucaceum*, *G. obliquum*, *G. galeiforme*, *Gyrodinium oceaniae* and *Protoperidinium dodgei*. A new combination *Protoperidinium arcticum* is proposed for *Peridinium ovatum* f. *arctica* Grøntved and Seidenfaden.

Unarmoured (naked or athecate) dinoflagellates are likely the least known group of marine phytoplankton, since studies on their morphology oresent a considerable challenge. Works with lists of phytoplankton species are more numerous than those containing data on their morphology or documented by drawings or micrographs. The most important contributions regarding the study area were made by A. Meunier (1910), A. Wulff (1919), M. V. Lebour (1925), T. Braarud (1935), G. Hansen and J. Larsen (1992). About 60 unarmoured dinoflagellate species were recorded from the Arctic, 46 species representing the family *Gymnodiniaceae* (Okolodkov, Dodge, 1996). Some data on naked dinoflagellates from the European Arctic collected on the «Oceania» cruises have been previously published (Okolodkov, 1993; Wiktor, Okolodkov, 1995).

The genus *Protoperidinium* is represented by approximately 50 species in the Arctic. In the North Atlantic even more species can be found. The thecate dinoflagellate species are more readily recognizable, however, sometimes a thorough study of the morphology of the ventral area is required to be sure in reliable identification.

Material and methods

New unarmoured dinoflagellate species were found in phytoplankton samples taken at 74 stations in the period 26 July—30 August 1992, and at 79 stations in the period 24 June—30 July 1993, during the cruises of the R/V «Oceania» organized by the Institute of Oceanology, Polish Academy of Sciences, to the Norwegian, Greenland and Barents seas. The methods used have been previously described (Okolodkov, 1993). In respect of unarmoured dinoflagellates, Larsen (1994 : 24) states that «to have some understanding of species diversity», «to use light microscopy of uncultured material ... appears to be the only practical approach». In the present article, only the data obtained when studying live cells of unarmoured dinoflagellates are presented.

For *Protoperidinium* species, the samples from the Chukchi Sea collected by a 70 μm mesh net in 1984, during the expedition of the Arctic and Antarctic Research Institute, St. Petersburg, on board the R/V «Dmitry Laptev», and the samples collected in July—August 1994 near Sagres, Portugal, and those taken in July 1995 from the area west of Greenland have been studied. Dinoflagellate cells were examined by adding a

drop of 0.25—0.50 % Trypan Blue to a drop of sampled water (Lebour, 1925). In some cases individual cells were picked up under the binocular microscope with low magnification for further study. Then the thecal plates were dissociated by adding a drop of household bleach solution to the microscope slide, under the cover glass, and examined with an Olympus BH-2 light microscope fitted with phase contrast and Nomarski optics.

Results and discussion

The descriptions of new species ascribed to the families *Gymnodiniaceae* (five *Gymnodinium* and a *Gyrodinium* species), and *Congruentidiaceae* (a *Protoperidinium* species) are given here. In addition, a new combination is created for a *Protoperidinium* species. The classification of living and fossil dinoflagellates by R. A. Fensome et al. (1993) is followed.

Genus *Gymnodinium* Stein

Gymnodinium acutiusculum Okolodkov sp. nov.

Cellula 25 μm longa, 22 μm lata, 18 μm crassa. Epiconus apice acutus, hypocono subbrevior. Hypoconus antapice subdepressus. Cingulum ante medium cellulae situm, descendens, extremis circiter latitudinem eius remotis. Sulcus in epiconum intrudens et spatium dimidium inter cingulum et apicem subattingens.

Species *Gymnodinio sulcato* Kofoid et Swezy (1921 : fig. X, *1*; pl. 8, fig. 83) affinis, a quo epiconi marginibus minus convexis, sulco vix tantum in epiconum intruso et hypocono rugulis longitudinalibus destituto differt.

Cell 25 μm long, 22 μm wide, 18 μm deep. Epicone with pointed apex, slightly shorter than hypocone. Hypocone with shallow depression at antapex. Cingulum premedian, slightly descending, displaced a girdle width. Sulcus narrow, intruding onto the epicone and hardly reaching half-way to the apex.

The species is close to *Gymnodinium sulcatum* Kofoid et Swezy (1921 : fig. X, *1*; pl. 8, fig. 83) being different from the latter by less convex margins of the epicone, sulcus slightly intruding onto the epicone and the absence of longitudinal furrows on the hypocone.

Holotypus: fig. 1, *1*.

Etymology. Latin «acutiusculum», pointed or sharpened; referring to appearance of the apex of the cell.

Description. The cell is 25 μm long, 22 μm wide, 18 μm deep. In longitudinal optical section, in ventral view, the cell appears pentagonal. The epicone is slightly shorter than the hypocone. The epicone is with peculiar pointed apex, in ventral view the sides make an angle of about 100°. The hypocone has a shallow depression at the antapex. The girdle is premedian, deep, in the shape of hardly distinguishable descending spiral, displaced a girdle width. The sulcus is as narrow as the girdle, not enlarging to the antapex and hardly reaching half-way to the apex on the epicone. No striation is visible. The nucleus is located mostly in front of the girdle. Chloroplasts are numerous, small, slightly elongated, located in the hypocone.

Type locality. Offshore waters in the Greenland Sea (78° 13′ N, 14° 46′ E). The sample was collected by Yu. B. Okolodkov on 10 August 1992.

Habitat. Surface water layer, temperature 6.08 °C, salinity 31.81 PSU.

Gymnodinium ovoideum Okolodkov sp. nov.

Cellula 35 μm longa, 24 μm lata, 17 μm crassa, ovoidea, utrinque (ventre praecipue) applanata. Hypoconus epicono latior. Cingulum ante medium cellulae situm, descendens, angustum, latere dextro ad antapicem incurvatum, extremis spatio longitudine cellulae circiter 5-plo breviore remotis. Sulcus angustus in epiconum intrudens, nec apicem nec antapicem attingens.

Species pro parte *Gymnodinio lirae* Kofoid et Swezy (1921 : 545, pl. 3, fig. 30) et

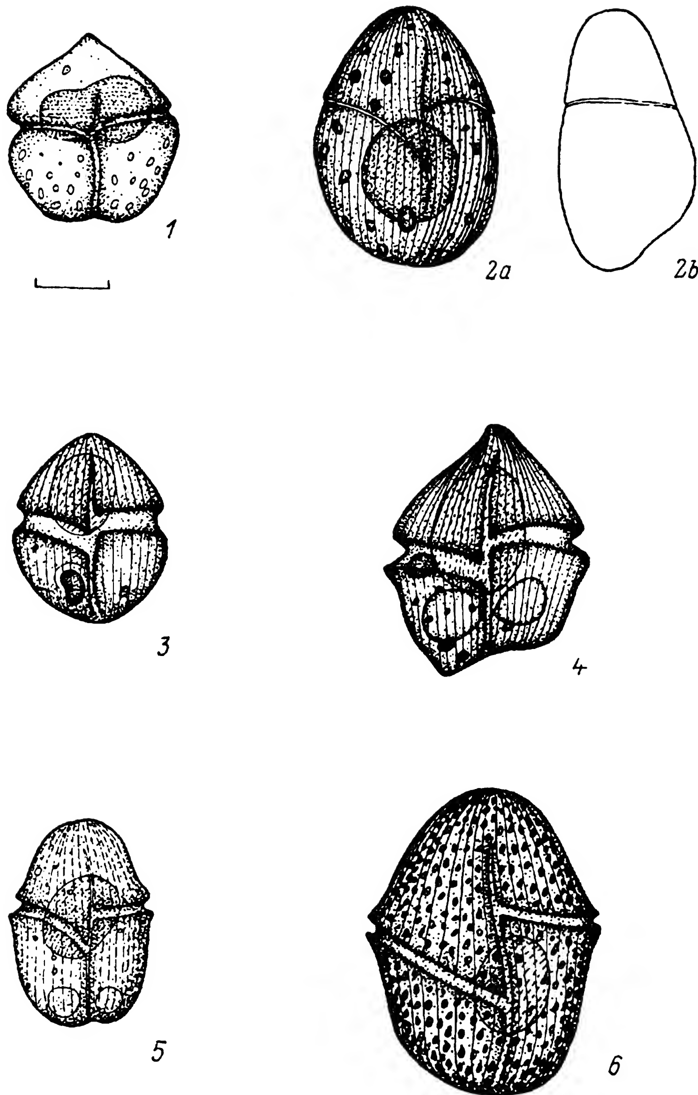


Fig. 1. Species of the genera *Gymnodinium* (*1—5*) and *Gyrodinium* (*6*).

1 — *Gymnodinium acutiusculum*; *2* — *G. ovoideum* (*a* — ventral view, *b* — left side view); *3* — *G. nucaceum*; *4* — *G. obliquum*; *5* — *G. galeiforme*; *6* — *Gyrodinium oceaniae*. Scale bar — 10 μm.

G. raevenescenti Kofoid et Swezy (1921 : 541, pl. 1, fig. 10) similis, sed a priore cinguli extremis remotis, a posteriore vero cingulo in hypoconum vix tantum intruso differt.

Cell 35 μm long, 24 μm wide, 17 μm deep, egg-shaped, flattened, particularly ventrally. Hypocone wider than epicone. Cingulum premedian, descending, narrow, curved to antapex on the right side. Distance between the ends of cingulum is about 1/5 the cell length. Sulcus narrow, intruding onto the epicone but reaching neither the apex, nor the antapex.

The species is partly similar to *Gymnodinium lira* Kofoid et Swezy (1921 : 545, pl. 3, fig. 30), and *G. ravenescens* Kofoid et Swezy (1921 : 541, pl. 1, fig. 10). It differs by its strongly displaced ends of the girdle from the former, and by its short intrusion of the sulcus onto the hypocone from the latter.

Holotypus: fig. 1, *2a, b*.
Etymology. Latin «ovoideum», egg-shaped; referring to the appearance of the cell.
Description. The cell is 35 μm long, 24 μm wide, 17 μm deep. In longitudinal optical section, in ventral view, the cell is egg-shaped. The hypocone is wider than the epicone, in both ventral and lateral views. The cell appears inflated particularly from the ventral side, in lateral view. The girdle is premedian, in the shape of descending spiral curved to the antapex on the right side. The distance between the ends of the girdle is about 1/5 the cell length. The girdle and the sulcus are very narrow. The sulcus intruding onto the epicone but not reaching the apex. Intrusion of the sulcus onto the hypocone is even shorter. The longitudinal striation is distinguishable. The nucleus is located behind the girdle, in the fore-part of the hypocone. Chloroplasts are present, numerous.
Type locality. Offshore waters of the Norwegian Sea (70° 30′ N, 15° 00′ E). The sample was collected by Yu. B. Okolodkov on 22 August 1992.
Habitat. Surface water layer, temperature 10.77 °C, salinity 34.94 PSU.

Gymnodinium nucaceum Okolodkov sp. nov.
Cellula 23 μm longa, 20 μm lata. Epiconus conicus, lateribus subconvexus, hypocono brevior. Hypoconus fere hemisphaericus. Cingulum ante medium cellulae situm, subdescendens, extremis circiter latitudinem eius remotis. Sulcus angustus, in epiconum intrudens, apicem haud attingens.
Species *Gymnodinio flavo* Kofoid et Swezy (1921 : fig. X, *7*) similis, a quo sulco in epiconum intruso, apicem attingente, epicono conico et cellula manifeste longitudinaliter striata differt.
Cell 23 μm long, 20 μm wide. Epicone conical, with slightly convex sides, shorter than hypocone. Hypocone almost semi-spherical. Cingulum premedian, slightly descending, displaced about a girdle width. Sulcus narrow, intruding onto the epicone but not reaching the apex.
The species is close to *Gymnodinium flavum* Kofoid et Swezy (1921 : fig. X, *7*) being distinct from the latter by sulcus intruding onto the epicone and almost reaching the apex, conical shape of the epicone and distinguishable longitudinal striation of the cell.
Holotypus: fig. 1, *3*.
Etymology. Latin «nucaceum», nut-shaped; referring to the appearance of the cell.
Description. The cell is 23 μm long, 20 μm wide. In longitudinal optical section, in ventral view, the cell appears rhomboid. The epicone is shorter than the hypocone. The epicone is conical, with slightly convex sides. The hypocone is almost semi-spherical. The girdle is premedian, rather deep, in the shape of descending spiral, displaced about a girdle width. The sulcus is about twice narrower than the girdle, not enlarging to the antapex and not reaching the apex. The longitudinal striation is distinguishable. The nucleus is located mostly in front of the girdle. A large grain (pyrenoid?) is situated at the antapex. Chloroplasts are absent.
Type locality. Offshore waters of the Greenland Sea (77° 05′ N, 10° 15′ E). The sample was collected by Yu. B. Okolodkov on 10 July 1993.
Habitat. Surface water layer, temperature 5.40 °C.

Gymnodinium obliquum Okolodkov sp. nov.
Cellula 32 μm longa, 25 μm lata, 20 μm crassa. Epiconus conicus, apice haud magno convexo, lateribus convexo-concavis. Hypoconus valde asymmetricus, parte dextra retrorsum prominente, epicono subaequimagnus. Cingulum medio situm descendens, extremis circiter latitudinem sesquiplicem, eius remotis. Sulcus angustus, in epiconum intrudens, apicem haud attingens.
Species ceteris speciebus *Gymnodinii* notis hypocono pro cellulae axi longitudinali valde asymmetrico, necnon parte dextra convexiore acutata differt.
Cell 32 μm long, 25 μm wide, 20 μm deep. Epicone conical, with small bulbous apex and convexo-concave sides. Hypocone strongly asymmetrical, with prominent right side extended downwards. Epicone and hypocone almost equal in size. Cingulum median,

descending, displaced about 1.5 girdle widths. Sulcus narrow, intruding onto the epicone but not reaching the apex.

The species differs from other *Gymnodinium* species by the hypocone strongly asymmetric about the longitudinal axis of the cell, with more prominent, pointed right part.

Holotypus: fig. 1, *4*.

Etymology. Latin «obliquum», oblique or angled; referring to the shape of the cell.

Description. The cell is 32 µm long, 25 µm wide, 20 µm deep. In longitudinal optical section, in ventral view, the cell appears asymmetrically pentagonal. The epicone and hypocone are almost equal in size. The epicone is conical, with small bulbous apex and covexo-concave sides. The hypocone is with conspicuously asymmetrical humps and a shallow depression at the antapex, the right hump being more protruding. The girdle is median, deep, in the shape of descending spiral, displaced about 1.5 girdle widths. The sulcus is about 2.5 times narrower than the girdle, intruding onto the epicone but not reaching the apex. The longitudinal striation is distinguishable. The nucleus is located mostly in the epicone. Two large pusules are situated in the hypocone. Chloroplasts, if any, are located in the hypocone, a few. Dark grain, about twice smaller in diameter than a pusule is situated in the right half of the cell, close to the girdle.

Type locality. Offshore waters of the Greenland Sea (78° 07′ N, 08° 57′ E). The sample was collected by Yu. B. Okolodkov on 15 July 1993.

Habitat. Surface water layer, temperature 1.00 °C.

Gymnodinium galeiforme Okolodkov sp. nov.

Cellula 27 µm longa, 18 µm lata. Epiconus galeiformis. Hypoconus epicono latior. Cingulum ante medium situm, descendens, extremis circiter latitudinem eius triplam remotis. Sulcus in epiconum intrudens, apicem haud attingens.

Species nostra antapice excavato et configuratione areae ventralis. *Gymnodinium achromaticum* Lebour, 1917 et *G. stellatum* Hulburt, 1957 in mentem revocat, sed ab icone ac descriptione cl. Lebourae specimen nostrum triplo brevius epicono magis rotundato majore apice excentrico destituto differt; a *G. stellato* hypoconi forma et strati peripherici cytoplasmatis structura haud distincte radiali differt.

Cell 27 µm long, 18 µm wide. Epicone helmet-shaped. Hypocone wider than epicone. Cingulum premedian, descending, displaced about three girdle widths. Sulcus intruding onto the epicone but not reaching the apex.

The species is similar to *Gymnodinium achromaticum* Lebour, 1917, and *G. stellatum* Hulburt, 1957, in antapical excavation and in the appearance of the ventral area. Unlike Lebour's figure and description of *G. achromaticum*, our specimen is about three times shorter, with more rounded and larger epicone without excentric apex. From *G. stellatum* it mainly differs in the shape of its hypocone and the absence of distinct radial structure in the peripheral cytoplasm.

Holotypus: fig. 1, *5*.

Etymology. Latin «galeiformis»; referring to the shape of epicone.

Description. The cell is 27 µm long, 18 µm wide. In longitudinal optical section the cell appears ovate. The epicone is helmet-shaped, rounded. The hypocone is wider than the epicone, with small notch at the antapex. The girdle is premedian, rather deep, in the shape of descending spiral, displaced about three girdle widths. The sulcus extending onto the epicone but not reaching the apex. The longitudinal striation is hardly visible. The nucleus is located in the centre of the cell. Two rather big globules are situated in the distal part of the hypocone.

Type locality. Offshore waters of the Norwegian Sea (69° 30′ N, 14° 08′ E). The sample was collected by Yu. B. Okolodkov on 22 August 1992.

Habitat. Surface water layer, temperature 11.20 °C.

Genus *Gyrodinium* Kofoid et Swezy

Gyrodinium oceaniae Okolodkov sp. nov.

Cellula 40 μm longa, 30 μm lata. Hypoconus epiconusque galeiformes, aequimagni. Cingulum medio situm, descendens, extremis circiter cellulae longitudinis partem tertiam seu latitudinem cinguli septuplam-octuplam remotis. Sulcus angustus, in epiconum intrudens, apicem haud attingens.

Specimen unicum speciei *Gyrodinio* cf. *herbaceo* Kofoid et Swezy, 1921 in Kattegat invento (Hansen, Larsen, 1992 : 89, fig. 4.45k—m) similius est, a quo tam epicono quam hypocono exactius conico, flexu sulci sigmoideo minus distincto ita ut cinguli extrema se ipsa haud tegunt, differt.

Cell 40 μm long, 30 μm wide. Epicone and hypocone helmet-shaped, equal in size. Cingulum median, descending, with a displacement of about 1/3 the cell length, or 7—8 girdle widths. Sulcus narrow, intruding onto the epicone but not reaching the apex.

The only specimen of the species is more similar to *Gyrodinium* cf. *herbaceum* Kofoid et Swezy, 1921, found in Kattegat (Hansen, Larsen, 1992 : 89, fig. 4.45 k—m). Unlike *G.* cf. *herbaceum*, it has both epicone and hypocone more conical, and its S-shaped sulcus is less pronounced so that it does not form overhang of the ends of the girdle.

Holotypus: fig. 1, *6*.

Etymology. Latin «oceanus», ocean; referring to the name of the R/V «Oceania».

Description. The cell is 40 μm long, 30 μm wide. In longitudinal optical section, in ventral view, the cell appears ovate. The epicone and the hypocone are helme-shaped, equal in size, with the hypocone slightly flattened posteriorily. The girdle is median, rather deep, in the shape of descending spiral. The distance between the ends of the girdle is about 1/3 the cell length, or 7—8 girdle widths. The sulcus is narrower than the girdle, intruding onto the epicone but not reaching the apex. The longitudinal striation is distinguishable. The nucleus is located behind the girdle, in the fore-part of the hypocone.

Type locality. Kattegat (57° 16 'N, 11° 39′ E). The sample was collected by Yu. B. Okolodkov on 28 August 1992.

Habitat. Surface water layer, temperature 16.60 °C.

Genus *Protoperidinium* Bergh

Subgenus *Protoperidinium* (Gran) Balech
Group *Metaperidinium*
Section *Humilia*

Protoperidinium arcticum (Grøntved et Seidenfaden) Okolodkov comb. nov. — *Peridinium ovatum* f. *arctica* Grøntved et Seidenfaden, 1938, Meddel. Grønl. Komm. Vidensk. Unders. Grønl. 82, 5 : 194—195, fig. 67. — *P. granii* auct. non Ostenfeld: Schiller, 1937 : 189, 192, fig. 188a—d; Киселев, 1950 : 182, fig. 307а—в, non fig. 301а—г, nec fig. 307 г—е. — *Protoperidinium granii* auct. non Balech; Wiktor, Okolodkov, 1995 : 84, fig. 34a—d.

Description. Cells 72 μm long including spines (length of spines 10 μm), 60 μm wide, 56 μm deep, slightly flattened dorsoventrally, in ventral view almost pentagonal (fig. 2, *1*), in apical view almost circular, more depressed ventrally (fig. 2, 2). Epitheca and hypotheca almost equal in size. Epitheca almost straight-sided, with a short apex. Hypotheca has slightly convex or straight sides and a flattened antapical end with two slender winged spines. The first apical plate (*1′*) meta, bordering plates *1″*, *2″*, *7″*, *2′* and *4′*. The second intercalary plate (*2a*) quadra, trapezoid, bordering four plates and situated in front of the middle of the fourth precingular plate (*4″*) or slightly shifted to the left side of the cell. Girdle not excavated (planozone), median, ascending (right-handed), displaced 0.5—1.3 girdle width and bordered by lists supported by spines. Sulcus widens to the antapex and reaches it. Left margin of the sulcus is bordered by

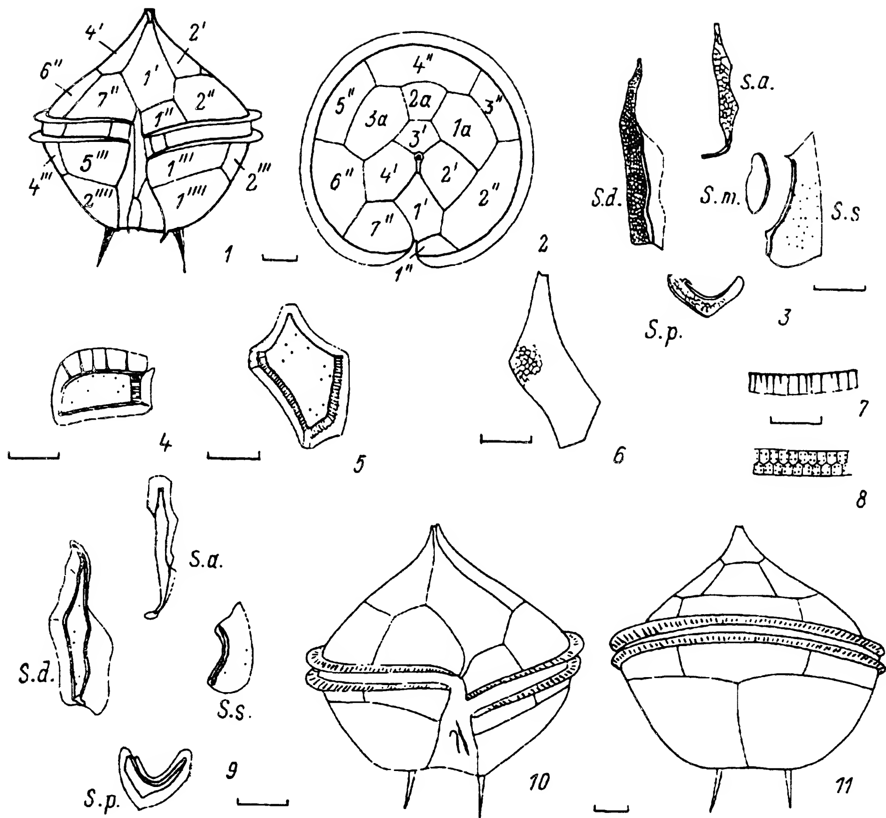


Fig. 2. Morphology of *Protoperidinium arcticum*.

1 — a cell in ventral view; *2* — the epitheca in apical view; *3* — the sulcal plates (*S. a.* — anterior, *S. s.* — left, *S. m.* — median, *S. p.* — posterior, *S. d.* — right); *4* — the first postcingular plate; *5, 6* — the first apical plate in two different cells; *7* — a fragment of cingular list; *8* — a fragment of a cingular plate; *9* — the sulcal plates of another cell (*S. a.* — anterior, *S. s.* — left, *S. p.* — posterior, *S. d.* — right); *10* — a cell in ventral view; *11* — a cell in dorsal view. (Figures *10, 11* — after: Grontved, Seidenfaden, 1938). Scale bar — 10 μm.

conspicuous list. Surface often finely reticulated, with sparse pores irregularly arranged. Structure of cingular plates (fig. 2, *8*) is close to that in *Protoperidinium pyrum* (Balech) Balech, 1974, a species with meta *1'* plate and penta 2*a* plate (Balech, 1974). Plate formula: *4'*, 3*a*, *7"*, 3*c*, 5*s*(?), *5'''*, *2''''*.

Remarks. A new form *Peridinium ovatum* f. *arctica* differs from the type form «by having a less rounded hypotheca and a more elongated epitheca with convexo-concave sides» (Grøntved, Seidenfaden, 1938 : 194; fig. 2, *10*, *11* in this paper). On the basis of the present study, *P. arcticum* is close to *P. ovatum* var. *ovatum*, but differs from the latter in the shape of the cell, almost pentagonal in *P. arcticum* and globular in *P. ovatum* var. *ovatum* (see Balech (1988) for the latter), and in the shape of the posterior sulcal plate (*S. p.*), sharp-cornered and V-shaped in the former (fig. 2, *3*, *9*) and crescent-shaped in the latter. Unlike the cells studied in the present article, J. Grøntved and G. Seidenfaden (1938) did not observe the wings bordering antapical spines. However, narrow wings can be easily overlooked under a bright field microscopy. In contrast to the cell pictured by Grøntved and Seidenfaden, our cells are characterized by not excavated (planozone) cingulum (fig. 2, *1*), rather than excavated, cavozone (fig. 2, *10*). Besides, *P. arcticum* bears some resemblance to *P. mite* (Pavillard) Balech, 1974 (Balech, 1976), and *P. granii* in appearance, but the latter has the second intercalary plate (2*a*) of penta type (Dodge,

1985; Balech, 1988). The shape of the left sulcal plate (*S. s.*) in *P. arcticum* shows closer similarity to *P. ovatum*, rather than *P. mite*.

Distribution. The species has been so far recorded only from the Chukchi Sea (the present study), Baffin Bay and Davis Strait (Grøntved, Seidenfaden, 1938). In addition, it was found in the sample collected by C. Hellum von Quillfeldt from Davis Strait, near Maniitsoq, West Greenland, on 29 July 1995. The species is most likely Arctic-boreal.

Group *Paraperidinium*

Protoperidinium dodgei Okolodkov sp. nov.

Cellulae 90 µm longae (spinis 22 µm longis inclusis), 50 µm latae, dorsiventraliter subapplanatae, ventre subpentagonae. Epitheca hypothecae subaequimagna, lateribus subrectis, cornu longo praedita. Hypotheca lateribus subconvexis vel rectis, antapice applanato et spinis duabus crassis incurvatis, late alatis, basibus sub angulo recto divergentibus, praedita. Lamella apicalis prima (*1′*) «para». Lamella intercalaris secunda (2*a*) «hexa». Cingulum non excavatum (planozonum) medio situm, membranis spinis suffultis cinctum, extremis haud remotis. Sulcus ad antapicem dilatatus, hunc attingens, margine sinistro membrana conspicua cinctus. Theca facie poris biformibus irregulariter, minutis nempe compacte, magnis vero sparse dispositis. Lamellarum formula: *4′*, 3*a*, *7″*, 3*c*, 5*s*(?), *5‴*, *2⁗*. Lamella *1‴* poro hypothecali praedita.

Species *Protoperidinio longipedi* (Karsten) Balech, 1974 (Balech, 1988) et *P. diabolo* (Cleve) Balech, 1974 (Balech, 1976) similis est, a quibus cingulo haud remoto, spinis antapicalibus magis lateraliter directis (eorum basibus praeterea angulum rectum formantibus retrorsum et lateraliter directis) nec retrorsum directis differt; a priore, cui cellulae forma similior est, cornu apicali ac spinis antapicalibus brevioribus; sulci vero lamellarum breviorum forma (lamella nempe anteriore (*S. a.*) ac dextra (*S. d.*) forma diversis tam a *P. longipede* quam a *P. diabolo* distinguitur.

Holotypus: fig. 3, *1—5*.

Etymology. Referring to Prof. John D. Dodge, a dinoflagellate researcher.

Description. Cells 90 µm long including spines (length of spines 22 µm), 50 µm wide, slightly flattened dorsoventrally, in ventral view almost pentagonal (fig. 3, *1*). Epitheca and hypotheca almost equal in size. Epitheca almost straight-sided, with a long horn. Hypotheca has slightly convex or straight sides and a flattened antapical end with two thick, curved, broadly winged spines, proximal parts of which make an angle of 90°. The first apical plate (*1′*) para, bordering plates *1″*, *2″*, *6″*, *7″*, *2′* and *4′* (fig. 3, 2). The second intercalary plate (2*a*) hexa, bordering six plates and located precisely in front of the fourth precingular plate (*4″*) (fig. 3, *4*). Girdle not excavated (planozone), median, bordered by lists supported by spines, with ends not displaced. Sulcus widens to the antapex and reaches it. Left margin of the sulcus bordered by conspicuous list. Thecal surface with two kinds of irregularly arranged pores: the smaller pores densely arranged and the larger ones are sparse (fig. 3, *3*, *5*). Plate formula: *4′*, 3*a*, *7″*, 3*c*, 5*s*(?), *5‴*, *2⁗*. Plate *1‴* supplied with hypothecal pore (fig. 3, *5*).

Remarks. *P. dodgei* is similar to *P. longipes* (Karsten) Balech, 1974 (Balech, 1988) and *P. diabolus* (Cleve) Balech, 1974 (Balech, 1976) differing from them with its not displaced girdle and antapical spines directed more laterally (besides, their bases make right angle being directed laterally-backward, unlike the two species mentioned, in which the spines are directed backward). *P. dodgei* resembles *P. longipes* by its shape to greater extent, however the latter has longer both apical horn and antapical spines. The sulcal plates in *P. dodgei* are shorter and of different shape compared with both *P. longipes* and *P. diabolus*. Particularly, the anterior sulcal (*S. a.*) and right sulcal plates (*S. d.*) are different in their shape. The hypothecal pore situated on the plate *1‴* and observed in *P. dodgei* (figure 3, *5*) was previously described in seven *Protoperidinium* species, all assigning to the group *Paraperidinium* including *Protoperidinium diabolus*, out of over 50 studied species of the genus (Dodge, 1987).

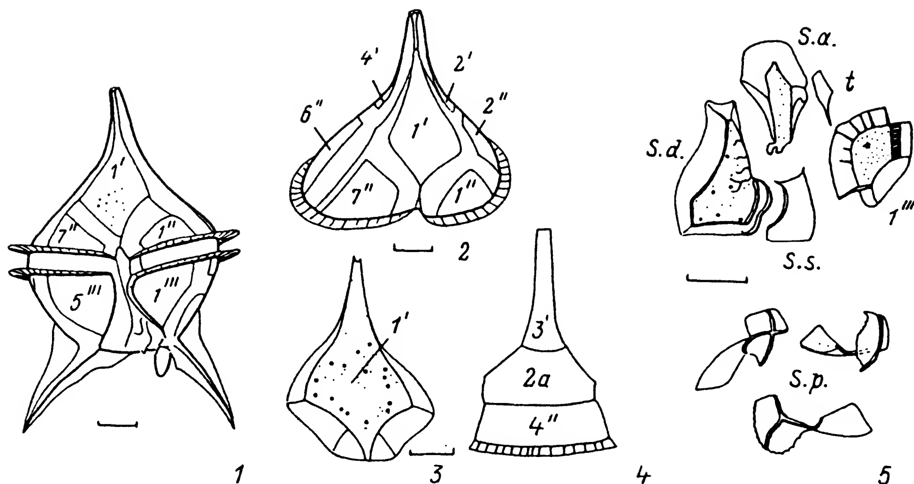


Fig. 3. Morphology of *Protoperidinium dodgei*.

1 — a cell in ventral view; *2* — the epitheca in ventral-apical view; *3* — the first apical plate (1'); *4* — a fragment of epitheca in dorsal view with the second intercalary plate (*2a*) in the middle; *5* — the sulcal and some contiguous plates (*S. d.* — right sulcal plate, *S. a.* — anterior sulcal plate, *S. s* — left sulcal plate, *t* — transitional plate, 1''' — the first postcingular plate, *S. p.* — posterior sulcal plate in three different positions). Scale bar 10 μm.

Type locality. The North Atlantic, near Sagres, Spain. The sample was collected on 15 August 1994.

Habitat. Coastal waters; temperature and salinity are unknown.

Distribution. The geographic distribution of the species is unknown. It is probably a tropical-boreal species.

Acknowledgements

The author is thankful to Dr J. M. Węslawski, Institute of Oceanology, Polish Academy of Sciences, Sopot, for providing the opportunity to participate in the R/V «Oceania» cruises in 1992 and 1993; to Mr A. V. Chirejkin, Arctic and Antarctic Research Institute, St. Petersburg, for providing the sampling during the cruise to the Chukchi Sea in 1984 on board the R/V «Dmitry Laptev»; to Prof. J. D. Dodge, Royal Holloway, University of London, Egham, for providing the possibility to use his samples, in particular, those from Sagres, and the facilities at his Department of Biology; to Dr C. Hellum von Quillfeldt, Norwegian College of Fishery Science in Tromsø, for providing the samples from the Greenland waters. Prof. E. Balech from Argentina courteously taught the author to dissect dinoflagellate thecae by correspondence. Mrs N. N. Zabinkova kindly prepared the Latin diagnoses. The help of Mrs Yu. R. Arsenjeva, Department of Foreign Languages, Russian Academy of Sciences in correcting English is also appreciated. Mrs N. A. Okolodkova is thanked for her assistance in preparation of the line drawings.

The author was supported financially by the Royal Society, UK, as a Postdoctoral Fellowship in 1993—1994, and by the Russian Foundation for Basic Science, project N 95-04-11762a.

LITERATURE CITED

Киселев И. А. Панцырные жгутиконосцы (*Dinoflagellata*) морей и пресных вод СССР // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Т. 33. М.—Л., 1950. С. 1—280.

Balech E. El genero «*Protoperidinium*» Bergh, 1881 («*Peridinium*» Ehrenberg, 1831, partim) // Mus. Argent. Cienc. Natur. «B. Rivadavia» Inst. Nac. Invest. Cienc. Natur. Hidrobiol. 1974. T. 4. N 1. P. 1—79.

Balech E. Sur quelques *Protoperidinium* (*Dinoflagellata*) du Golfe du Lion // Vie Milieu. 1976. Vol. 26. Fasc. 1. Ser. B. P. 27—46.

Balech E. Los dinoflagelados del Atlantico sudoccidental. Madrid, 1988. 310 p.

Braarud T. The «Øst» expedition to the Denmark Strait 1929. II. The phytoplankton and its conditions of growth (incuding some qualitative data from the Arctic in 1930). Oslo, 1935. 174 p.

Dodge J. D. Marine dinoflagellates of the British Isles. London, 1985. 303 p.

Dodge J. D. A hypothecal pore in some species of *Protoperidinium* (*Dinophyceae*) // Br. Phycol. J. 1987. Vol. 22. P. 335—338.

Fensome R. A., *Taylor F. J. R.*, *Norris G.* et al. A classification of living and fossil dinoflagellates. Hanover, Pennsylvania, 1993. 351 p.

Grøntved J., *Seidenfaden G.* The phytoplankton of the waters west of Greenland. The Godthaab Expedition 1928 // Meddel. Grønl. Komm. Vidensk. Unders. Grønl. 1938. Bd 82. N 5. P. 1—335.

Hansen G., *Larsen J.* Dinoflagellater i danske farvande // Plankton i de indre danske farvande. Analyse af forekomsten af alger og heterotrofe protister (ekskl. ciliater) i Kattegat. Havforskning fra Miljøstyrelsen, 11. Ed. by H. A. Thomsen. København, 1992. P. 45—155.

Kofoid C. A., *Swezy O.* The free-living unarmored *Dinoflagellata*. Berkeley, California, 1921. 562 p. (Mem. Univ. Calif. Vol. 5).

Larsen J. Unarmoured dinoflagellates from Australian waters. I. The genus *Gymnodinium* (*Gymnodiniales*, *Dinophyceae*) // Phycologia. 1994. Vol. 33. N 1. P. 24—33.

Lebour M. V. The dinoflagellates of northern seas. Plymouth, 1925. 250 p.

Meunier A. Microplancton des Mers de Barents et de Kara. Duc d'Orleans Campagne Arctique de 1907. Bruxelles, 1910. 355 p., pl. 1—37.

Okolodkov Y. B. Dinoflagellates from the Norwegian, Greenland and Barents seas, and the Faroe-Shetland Islands area collected in the cruise of r/v «Oceania», in June—July 1991 // Polish Pol. Res. 1993. Vol. 14. N 1. P. 9—23.

Okolodkov Y. B., *Dodge J. D.* Biodiversity and some aspects of biogeography of planktonic dinoflagellates in the Arctic Ocean // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1996. Vol. 202. P. 19—27.

Schiller J. *Dinoflagellatae* (*Peridineae*). Leipzig, 1937. 589 S. (Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Bd 10. Abt. 3. Teil 2).

Wiktor J., *Okolodkov Y. B.* Phytoplankton // Atlas of the marine flora of southern Spitsbergen. Ed. by R. Klekowski, J. M. Węsławski. Gdansk, 1995. P. 1—295.

Wulff A. Ueber das Kleinplankton der Barentssee // Wiss. Meeresunters. 1919. Neue Folge. Bd 13. Abt. Helgoland. Hf 1. S. 95—124.

Komarov Botanical Institute
Russian Academy of Sciences
St. Petersburg

Received 26 III 1996

РЕЗЮМЕ

Даны описания 8 видов морских динофлагеллат из Арктики и северо-восточной Атлантики, относящихся к родам *Gymnodinium* (5), *Gyrodinium* (1) и *Protoperidinium* (2). Беспанцирные виды проиллюстрированы рисунками, сделанными с живых клеток. 7 видов — новые: *Gymnodinium acutiusculum*, *G. ovoideum*, *G. nucaceum*, *G. obliquum*, *G. galeiforme*, *Gyrodinium oceaniae* и *Protoperidinium dodgei*. Новая комбинация *Protoperidinium arcticum* предложена для *Peridinium ovatum* f. *arctica* Grøntved et Seidenfaden.

УДК 582.683.2 (479) Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 5

© В. И. Дорофеев

РОД *SISYMBRIUM* (*BRASSICACEAE*) ВО ФЛОРЕ КАВКАЗА

V. I. DOROFEEV. GENUS *SISYMBRIUM* (*BRASSICACEAE*) OF THE CAUCASIAN FLORA

Приведен полный список видов рода *Sisymbrium* для флоры Кавказа, включающий в себя 9 видов. В основу работы положены коллекции, хранящиеся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (LE). Некоторые данные, неизвестные мне по гербарным сборам, указываются с цитированием первоисточника. *Sisymbrium* в данной статье рассматривается в более узком смысле, нежели было принято до сих пор (Васильченко, 1939; Гроссгейм, 1950; Ball, 1964; Hedge, 1968; Котов, 1979, и др.). *S. officinale* и *S. runcinatum*, значительно обособленные от остальных представителей рода, выделены соответственно в самостоятельный род *Velarum* и *Neotorularia*. *S. volgense* и *S. polymorphum* предложено рассматривать в составе секции *Perennia* V. I. Dorof. sect. nov. Описана новая вариация — *S. polymorphum* var. *pinnatisectum* Vass. ex V. I. Dorof. var. nov.

С XVIII в. было осуществлено несколько попыток поиска естественных границ рода *Sisymbrium* (Adanson, 1763; Wallroth, 1822), однако до сих пор они не имели широкого признания. H. G. L. Reichenbach (1828, in Mossl. Handb. ed. 2, 1 : 1103) предложил рассматривать *Sisymbrium officinale* L. в составе рода *Velarum* (DC) Reichenb. — *V. officinale* (L.) Reichenb., что, на мой взгляд, вполне оправдано, учитывая чрезвычайно оригинальную морфологию данного вида среди других представителей рода *Sisymbrium*; этой же точки зрения в последнее время стал придерживаться Н. Н. Цвелев (1995).

S. runcinatum был описан A. de Candolle (1821 : 478) в составе рода *Sisymbrium* с большими морфологическими допусками. Ряд отечественных авторов (Васильченко, 1939; Гроссгейм, 1950, и др.) рассматривали данный вид также в пределах рода *Sisymbrium*, однако всегда его помещали в особую секцию *Chamaeplium*, а О. Н. Бондаренко (1974) перенесла его даже в род *Thellungiella*, хотя это его новое положение оказалось столь же искусственным.

При детальном изучении этого вида несложно заметить большие черты сходства *Sisymbrium runcinatum* с представителями рода *Neotorularia*, и особенно с *N. torulosa*. Их объединяют почти сидячие, несколько искривленные плоды, крупнозубчатые листья, форма и строение семян и семезачатка. Род *Neotorularia*, таким образом, дополняется группой близких видов из рода *Sisymbrium*: *Neotorularia conferta* (Stev. ex Turcz.) V. I. Dorof. comb. nov. (Юго-Восточная Европа: Крым, Турция; Юго-Западная Азия: Турция), *N. runcinata* (Lag. ex DC.) V. I. Dorof. comb. nov., *N. polyceratia* (L.) V. I. Dorof. comb. nov. (Южная Европа).

Род *Sisymbrium* L. на российской территории Кавказа представлен 8 видами; в Азербайджане, Армении и Грузии встречается 7 видов; общими являются 6 видов. *S. polymorphum* и *S. volgense* не проникают южнее российского Кавказа, а *S. septulatum* — севернее южных пределов Закавказья. Из 9 видов 2 достаточно близких вида из секции *Irio* (*S. lipskyi* и *S. erucastrifolium*) являются эндемиками Кавказа.

Распространение цитированных видов приводится согласно районированию, разработанному для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1991).

Sisymbrium L.

1753, Sp. Pl.: 657.
Lectotypus: *S. altissimum* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *SISYMBRIUM*

1. Плодоножки по толщине равны стручкам . . . . 2.
\+ Плодоножки заметно у́же стручков . . . . 4.

2. Средне- и верхнестеблевые листья перисторассеченные на узкие линейные или нитевидные сегменты; строение верхушечного и боковых сегментов почти одинаковое . . . . 3.
+ Стеблевые листья перисторассеченные, продолговато-линейные, верхушечная доля листа треугольно-стреловидная либо линейная, но в этом случае она заметно длиннее боковых, плодоножки 5—8 мм дл., лепестки 7—9 мм дл. и 3—4 мм шир., плоды 7—8 см дл. . . . . 3. *S. orientale*.
3. Плодоножки 6—9 мм, лепестки 6—7 мм дл. и 2 мм шир., стручки 7—10 см длины . . . . 1. *S. altissimum*.
+ Плодоножки 4—6 мм, лепестки 10—13 мм дл. и 4—5 мм шир., стручки 5—6 см дл. . . . . 2. *S. septulatum*.
4. Среднестеблевые листья простые, цельнокрайные, нижнестеблевые часто зубчатые, перисторассеченные или перистораздельные; растения почти голые, иногда с легким восковым налетом; цветки в соцветии расставленные . . . . 9. *S. polymorphum*.
+ Среднестеблевые листья перисторассеченные или перистораздельные . . . . . . 5.
5. Лепестки до 3 мм дл.; растения почти голые . . . . 7. *S. irio*.
+ Лепестки свыше 3 мм дл. . . . . 6.
6. Многолетние растения, за исключением прикорневой части, совершенно голые; цветки в соцветии расставленные . . . . 8. *S. volgense*.
+ Однолетние растения густо или рассеянно опушены длинными торчащими волосками; цветки в соцветии образуют достаточно плотную кисть . . . . 7.
7. Конечная доля листа копьевидная, заметно крупнее боковых . . . . 6. *S. loeselii*.
+ Все доли листа почти одинаковые . . . . 8.
8. Плодоножки и стручки коротковолосистые, редко голые; лепестки 5—7 мм дл., стручки 20—40 мм дл. . . . . 4. *S. lipskyi*.
+ Плодоножки и стручки голые; лепестки 6—8 мм дл., стручки 30—65 мм дл. . . . . 5. *S. erucastrifolium*.

Sect. 1. *Sisymbrium*. — Sect. *Pachypodium* (Webb et Berth.) Fourn. 1865, in Rech. Fam. Crucif.: 86, p. p.

Одно-, двулетние травянистые растения; плодоножки короткие, одинаковой ширины со зрелыми стручками.

1. *S. altissimum* L. 1753, Sp. Pl.: 659. — *S. sinapistrum* Crantz, 1769, Class. Crucif.: 138. — *S. pannonicum* Jacq. 1781, Ic. Pl. Rar.: 12.

Описан из Европы.

ЗП; ВП: Тер.-Кум.; ЗК: Бело-Лаб.; ЦК; ВК: Ассо-Арг., Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан, Нах., Мегр.-Зан.; Т. — Указан для ВП: В. Ставр., Тер.-Сул. (Гроссгейм, 1950 : 157); ВЗ: Ширв., Н. Кур. (Гроссгейм, 1950 : 157); ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ахур. (Мардалейшвили, 1979 : 26); ЮЗ: Дар. (Гроссгейм, 1950 : 157).

Атл., Сев., Центр., Южн., Вост. Европа; Сев., Юго-Зап. (Иран, Ирак, Афганистан, Пакистан), Ср., Центр. Азия; Сев. Америка (заносное).

2. *S. septulatum* DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 471. — *Diplotaxis biloba* C. Koch, 1841, Linnaea, 15 : 252. — *Sisymbrium columnae* f. *glabrescens* Litw. 1902, Тр. Бот. Муз. Акад. Наук, 1 : 35. — *S. erucastroides* Bornm. 1904, Bull. Herb. Boiss. 4, 12 : 1263. — *S. bilobum* (C. Koch) Grossh. 1930, Фл. Кавк. 2 : 163.

Описан из Сирии. Тип: «Syria c. Aleppum, Russell» (G).

ЮЗ: Ерев., Нах.; Т. — Указан для ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Мегр.-Зан. (Аветисян, 1966 : 73).

Юго-Зап. (Турция, Иран, Ирак, Афганистан), Ср. (Туркменистан, Узбекистан), Центр. Азия.

3. *S. orientale* L. 1756, Cent. Pl. 2 : 24. — *S. daghestanicum* Vass. 1939, Фл. СССР, 8 : 635, 50.

Описан с Востока.

ЗП: Аз.-Куб.; ВК: Ман.-Самур.; ЗЗ: Абх. (Дорофеев, 1992); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Ширв., Н. Кур. — Указан для СЗЗ: Анап.-Гел. (Гроссгейм, 1950 : 156).

Южн., Центр., Вост. Европа; Юго-Зап. (Сирия, Иран, Ирак), Ср. (Туркменистан) Азия; Сев. Африка; Сев. и Центр. Америка (заносное); Австралия (заносное).

Вид имеет незначительный полиморфизм по степени опушения плода простыми волосками. У одних экземпляров опушение стручков более или менее густое, у других довольно редкое. При этом они связаны переходными формами без резких границ. Кроме того, среди гербарного материала встречаются экземпляры и с совершенно голыми стручками, которые И. Т. Васильченко (1939) были отнесены в свое время к новому виду *S. daghestanicum* (*S. orientale* var. *leiocarpum* DC. 1824, Prodr. 1 : 193), сведенному вскоре в синонимы к *S. orientale*.

Sect. 2. *Irio* DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 459, 463.

Одно-, двулетние травянистые растения; плодоножки длинные, заметно тоньше зрелых стручков.

Typus: *S. irio* L.

4. *S. lipskyi* N. Busch, 1910, Fl. Cauc. Crit. 3, 4 : 214. — *S. erucastrifolium* var. *asperum* Lipsky, 1899, Фл. Кавк.: 225. — *S. praetermissum* T. Mardalejschvili, 1980, Сообщ. АН ГрузССР, 98, 2 : 397.

Описан из Центрального Кавказа. Тип: «Балкария, Хулойский перевал, 9—10000', 2 VI 1893, И. Акинфиев» (LE!).

ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЗК: Уруп-Теб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ман.-Самур.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. — Указан для ЗК: В. Куб.; ЦК: В. Кум.; ЗЗ: Абх. (Гроссгейм, 1950 : 156).

Эндемик.

5. *S. erucastrifolium* (Rupr.) Trautv. 1876, Тр. Петерб. Бот. Сада, 4, 1 : 107. — *Erysimum erucastrifolium* Rupr. 1869, Mem. Acad. Sci. Petersb. (Sci. Phys. Math.), Ser. 7, 15, 2 : 89 (Fl. Cauc. 1). — *S. brachycarpum* Vass. 1939, Фл. СССР, 8 : 634, 45.

Описан из Центрального Кавказа. Lectotypus (Дорофеев, h. l.): «Caucasus, Ossetia, districtus Alagir, pr. Alagir, ad vias, 320—330 hex, 20 V 1861, Ruprecht» (LE!). Syntypi: «Inter Kobi et Kasbek, 1000 hex, 27 V 1861, Owerin» (LE!), «Caucasus, inter Wladikawkas et Tiflis, 9 V 1861, Ruprecht» (LE!).

ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сул., Ман.-Самур.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Н. Кур. — Указан для ВК: Кубин. (Гроссгейм, 1950 : 55).

Эндемик.

6. *S. loeselii* L. 1755, Cent. Pl. 1 : 18.

Описан из Европы.

Все районы.

Атл., Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. Европа; Сев., Юго-Зап. (Сирия, Турция, Иран, Ирак, Афганистан, Пакистан), Ср., Центр. Азия; Сев. Америка (заносное).

7. *S. irio* L. 1753, Sp. Pl.: 659.

Описан по культивируемым образцам из Европы.

ЦК: Малк.; ВК: В. Сул., Ман.-Самур.; ЗЗ: Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Ерев., Нах., Занг., Ю. Караб. — Указан для ВП: В. Ставр. (Галушко, 1980 : 35); ЗК: Бело-Лаб. (Гроссгейм, 1950 : 156), Уруп-Теб. (Галушко, 1980 : 35); ЦК: В. Кум. (Гроссгейм, 1950 : 156); ВК: Кубин. (Гроссгейм, 1950 : 156); ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Адж. (Мардалейшвили, 1979 : 27); ЦЗ:

Гриал.-Н. Карт. (Гроссгейм, 1950 : 156); ВЗ: Алаз.-Агрич. (Мардалейшвили, 1979 : 27), Иорск.-Шек. (Гроссгейм, 1950 : 156); ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ахур. (Мардалейшвили, 1979 : 27); ЮЗ: Сев., Дар. (Аветисян, 1966 : 71); Т. (Гроссгейм, 1950 : 156).

Атл., Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. Европа; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран, Ирак, Афганистан, Пакистан), Ср., Центр. Азия; Сев. Африка; Сев. и Центр. Америка (заносное); Южн. Австралия (заносное).

Sect. 3. Perennia V. I. Dorof. sect. nov.

Herbae perennes, glabrae; folia caulina superiora integerrima; pedicelli fructiferi siliquis tenuiores.

Typus: *S. volgense* Bieb. ex Fourn.

Голые многолетние растения; верхние стеблевые листья цельнокрайные; плодоножки тоньше стручков.

Тип: *S. volgense* Bieb. ex Fourn.

8. *S. volgense* Bieb. ex Fourn. 1865, Rech. Fam. Crucif.: 97.

Описан из бассейна Нижней Волги: «ad margines fruticetorum circa Sarepta in Rossia meridionali, Eichwald, Becker pl. Volgae inferioris N 103».

ЗП: Аз.-Куб. (Дорофеев, 1994); ВП: В. Ставр. (Дорофеев, 1994).

Вост. Европа.

В Азово-Кубанском районе встречается достаточно часто, особенно в северо-западной его части (Ростовская обл.), где образует сплошные заросли на свеженарушенных землях и на залежах вдоль дорог.

9. *S. polymorphum* (Murr.) Roth, 1830, Man. Bot. 2 : 946. — *Brassica polymorpha* Murr. 1776, Nov. Comm. Goetting. 7 : 35. — *Sisymbrium angustifolium* Regel et Schmalh. 1882, Изв. имп. Общ-ва любит. естеств., антроп., этногр. 34, 2 : 9. — *S. junceum* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 114.

Описан по материалам из Европы и Сибири.

ЗП; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЗК: Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум.; СЗЗ; Анап.-Гел. — указан для ЗК: Адаг.-Пшиш.; ЦК: В. Тер.; ВК: Ассо-Арг. (Галушко, 1980 : 35).

Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Сев., Ср., Центр. Азия.

Вид имеет достаточно богатую морфологию, что отражено в его названии. Благодаря этому в свое время из него выделялось не только большое количество вариаций, но и несколько самостоятельных видов.

В гербарии по форме листьев выделяются 3 основные морфологические группы растений. 1-я группа имеет цельные листья. 2-я — цельные верхние и средние стеблевые и перистораздельные нижние стеблевые листья. У 3-й группы растений средние и нижние стеблевые листья перистораздельные или перисторассеченные.

1-я и 2-я группы практически тождественны, так как у растений 1-й группы отсутствуют нижние листья. Мне же известно, что самые нижние листья всегда рассечены, но они на ранних стадиях вегетации часто опадают. Благодаря этому создается впечатление, что часть растений имеет только цельные листья.

3-я группа достаточно редка, ее можно признать как **Sisymbrium polymorphum var. pinnatisectum Vass. ex V. I. Dorof. var. nov.** (*S. polymorphum* var. *pinnatisectum* Vass. 1939, Фл. СССР, 8 : 47, descr. ross.). (Folia omnia pinnatisecta vel pinnatipartita. Typus: «Prov. Simbirsk, distr. Syzranj, montes Zhiguliensis, prope pag. Markvashi, in rupibus calcareis silvosis, ad ripas fl. Volga, 30 V 1903, D. Janishevskij»; paratypus: Prov. Samara, Praedium publicum defensum Zhiguliense, ad declivia orientalia pharangi Morkvashinskii, mons Kamennaja, 31 V 1980, N 1117a, S. Saksonov, N. Kostyljov». — Все листья перистораздельные или перисторассеченные. Тип: «Симбирская губерния, Сызранский уезд, Жигулевские горы, окрестности дер. Маркваши, известняковые скалы среди леса на берегу Волги, 30 V 1903, Д. Янишевский»; паратип: Самарская область, Жигулевский государственный заповедник, по восточному

склону Марквашинского оврага горы Каменной, на скалах в расщелинах, 31 V 1980, N 1117а, С. Саксонов, Н. Костылева»). Однако подобных экземпляров на Кавказе пока не зарегистрировано.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян В. Е. Сем. 2. *Brassicaceae* (*Cruciferae*), Крестоцветные // Флора Армении. Ереван, 1966. Т. 5. С. 61—301.

Бондаренко О. Н. Род 359 (13). *Thellungiella* O. E. Schulz — Теллюнгиелла // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1974. Т. 4. С. 61—62.

Васильченко И. Т. Род 569. Гулявник — *Sisymbrium* L. // Флора СССР. М.—Л., 1939. Т. 8. С. 38—55.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. (Определитель). Ростов-на-Дону, 1980. Т. 2. С. 21—64.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 2-е изд. М.—Л., 1950. Т. 4. 333 с.

Дорофеев В. И. Новые находки представителей сем. *Brassicaceae* на территории Европейской части России и Кавказа // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 10. С. 85—87.

Дорофеев В. И. Новые данные о крестоцветных Кавказа // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 5. С. 102—104.

Котов М. И. Сем. 66. *Brassicaceae* Brunett (*Cruciferae* Juss. nom. altern.) — крестоцветные // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 30—148.

Мардалейшвили И. Т. 3. *Sisymbrium* L. // Флора Грузии. 2-е изд. Тбилиси, 1979. Т. 5. С. 23—29.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Цвелев Н. Н. (Рец.) Атлас флоры Европы. Распространение сосудистых растений в Европе / Под ред. Я. Яласа, Ю. Суоминена. Т. 10. *Cruciferae* (от *Sisymbrium* до *Aubrieta*). Карты 2110—2433. Хельсинки, 1994. 224 с. // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 120—123.

Adanson M. Familles des plantes. Vol. 1. Paris, 1763. 190 p.

Ball P. W. 1. *Sisymbrium* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 264—266.

Candolle A. P. de. Regni Vegetabilis Systema Naturale. Vol. 2. Parisiis, 1821. 745 p.

Hedge I. 110. *Sisymbrium* L. // Flora Iranica. Graz, 1968. N 57. P. 311—318.

Mössler J. C. Gemeinnutziges Handbuch der Gewächskunde. Aufl. 2. Bd 2, Thl. 1. Altona, 1828. S. 785—1187.

Wallroth C. F. G. Schedulae critiae de plantis florae halensis selectis. T. 1. Halae, 1822. 516 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 X 1996

УДК 582.998 (510 + 517.3 + 597)

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 5

А. Н. Сенников

КРИТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ О ВИДАХ ПОДТРИБ *LACTUCINAE* И *CREPIDIINAE* (*ASTERACEAE, LACTUCEAE*) МОНГОЛИИ, КИТАЯ И ВЬЕТНАМА

A. N. SENNIKOV. CRITICAL NOTES ON THE SPECIES OF THE SUBTRIBES *LACTUCINAE* AND *CREPIDIINAE* (*ASTERACEAE, LACTUCEAE*) FROM MONGOLIA, CHINA AND VIETNAM

Установлено систематическое положение ряда видов из трибы *Lactuceae* сем. *Asteraceae*. Предложены новые номенклатурные комбинации в родах *Cephalorhynchus, Cicerbita, Crepidiastrum, Ixeridium, Mulgedium, Mycelis* и *Paraprenanthes*.

Критическое изучение некоторых видов сложноцветных для сводок «Растения Центральной Азии» и «Конспект сосудистых растений Вьетнама» побудило нас к

определенным изменениям в систематике и номенклатуре отдельных видов подтриб *Lactucinae* и *Crepidiinae*. На основании признаков модели побегообразования, строения семянки и паппуса установлены новые секции родов *Cicerbita, Cephalorhynchus, Crepidiastrum* и *Mulgedium*. Из-за уточнения или изменения границ родов предложены в ранге вида по 3 комбинации в родах *Paraprenanthes* и *Crepidiastrum* и по 1 комбинации в родах *Mycelis* и *Ixeridium*. Изучение внутривидовой изменчивости позволило установить 3 новые разновидности видов *Cicerbita azurea, Crepidiastrum denticulatum* (с новой формой) и *C. sonchifolium*. Уточнена номенклатура «*Lactuca saxatilis*», рассматриваемого как синоним вида *Crepidiastrum chelidoniifolium*.

1. *Pterocypsela indica* (L.) C. Shih, 1988, Acta Phytotax. Sin. 26, 5 : 387. — *Lactuca indica* L. 1771, Mant. Pl.: 278. — *L. laciniata* (Houtt.) Makino, 1903, Bot. Mag. (Tokyo), 17 : 88. — *L. squarrosa* (Thunb.) Miq. 1865, Ann. Mus. Bot. Lugd.-Bat. 2 : 189.— *L. brevirostris* Champ. 1852, Journ. Bot. (Hook.) 4 : 237.— *L. amurensis* Regel et Maxim. 1857, Ind. Sem. Horti Petrop.: 42. — *L. cavaleriei* Lévl. 1910, Feddes Repert. 8 : 450. — *L. hoatiensis* Lévl. 1910, l. c.: 449. — *L. nakaiana* Lévl. et Vaniot, 1910, Feddes Repert. 8 : 141.

Широко распространенный от южной Сибири до Индонезии полусорный вид. Огромный размах изменчивости листьев, варьирующих от цельнокрайных линейных до перисторассеченных и лировидно рассеченных, стал причиной описания по этому признаку множества «видов». Обильный гербарный материал с различных участков ареала убеждает нас в том, что эти формы связаны переходами и нередко зависят от экологических условий произрастания конкретного растения.

Впервые синонимизируемыми нами названиями являются *Lactuca hoatiensis* и *L. nakaiana*, из которых последний ошибочно упоминается C. Shih (1987) среди синонимов *Nabalus ochroleuca* Maxim. Изучение изотипа *Lactuca nakaiana* («Corea, Quelpaert, in sylvis Mokan, 800 m, 18 VII/1908, N 1056, Taquet», LE) показало его несомненную принадлежность к *Pterocypsela indica*.

Обособление *Lactuca indica* и близких ему видов в отдельный род *Pterocypsela* C. Shih (1988) хорошо обосновано своеобразной формой семянки, лишенной носика (как особого структурно-морфологического образования) и снабженной двумя сильно выступающими крыловидными ребрами, а также отличиями в строении паппуса.

2. *Paraprenanthes* Chang ex C. Shih, 1988, Acta Phytotax. Sin. 26, 6 : 418.

Свойственный флоре южного Китая, северной Мьянмы и Вьетнама род. В деталях строения семянок и по форме листьев более всего схож с родом *Cephalorhynchus* Boiss., отличаясь главным образом отсутствием наружного ряда коротких щетинок паппуса. Характеризуется веретеновидными, в сечении округлыми, постепенно оттянутыми в носик семянками с почти равными ребрами (у исследованных видов — 12 ребер), в основании спаянными по 3. В обработке Shih (1988) следующие 3 вида этой группы с наиболее удлиненными семянками, несомненно, ошибочно были отнесены к роду *Mulgedium*.

Paraprenanthes umbrosa (Dunn) Sennik. comb. nov. — *Lactuca umbrosa* Dunn, 1903, Journ. Linn. Soc. Bot. 35 : 513. — *Mulgedium umbrosum* (Dunn) C. Shih, 1988, Acta Phytotax. Sin. 26, 5 : 391.

Paraprenanthes meridionalis (C. Shih) Sennik. comb. nov. — *Mulgedium meridionale* C. Shih, 1988, Acta Phytotax. Sin. 26, 5 : 392.

Paraprenanthes polypodiifolia (Franch.) Sennik. comb. nov. — *Lactuca polypodiifolia* Franch. 1895, Journ. Bot. (Paris), 9 : 265. — *Mulgedium polypodiifolium* (Franch.) C. Shih, 1988, Acta Phytotax. Sin. 26, 5 : 392.

3. *Cicerbita* Wallr. 1822, Sched. Crit. 1 : 433. — *Kovalevskiella* R. Kam. 1993, Опред. раст. Ср. Азии, 10 : 628, 136.

К роду *Cicerbita* s. str. относятся большинство видов, имеющих бисериальный паппус, семянку без носика и без выдающихся утолщенных боковых ребер. На рассматриваемой территории к *Cicerbita* относятся 4 вида, указанные Shih (1991) для Китая: *C. tianschanica, C. azurea, C. sikkimensis, C. oligolepis.* Учитывая строение семянки и паппуса, число цветков в корзинках и модели побегообразования, размещаем данные виды в системе рода *Cicerbita.*

Sect. Poicilachena (Kirp.) Sennik. comb. et stat. nov.— Subgen. *Poicilachena* Kirp. 1964, Фл. СССР, 29 : 726.

Корзинки с 4—10 цветками. Семянки с узкими слабо выступающими ребрами.

Тип: *Cicerbita zeravschanica* M. Pop. ex Kovalevsk. (= *C. rosea* (M. Pop. et Vved.) Kovalevsk.).

Cicerbita sikkimensis (Hook. f.) C. Shih, 1991, Acta Phytotax. Sin. 29, 5 : 398. — *Prenanthes sikkimensis* Hook. f. 1881, Fl. Brit. Ind. 3 : 412.

Cicerbita oligolepis C. Shih, 1991, Acta Phytotax. Sin. 29, 5 : 398.

Sect. Tianschania Sennik. sect. nov.

Calathidia 15—20 flora. Achaenia latere exalata et costis crassis donata. Plantae perennes, crosulatae, breviter rhizomatosae accrescentiis sympodialibus.

Typus: *Cicerbita tianshanica* (Regel et Schmalh.) Beauverd.

Корзинки с 15—20 цветками. Семянки с толстыми некрыловидными боковыми ребрами. Растения многолетние, длиннопобеговые, короткокорневищные с симподиальным нарастанием.

Тип: *C. tianschanica* (Regel et Schmalh.) Beauverd. *Cicerbita tianschanica* (Regel et Schmalh.) Beauverd, 1910, Bull. Soc. Bot. Gèneve, 2 Sér., 2 : 123. — *Mulgedium tianschanicum* Regel et Schmalh. 1880, Acta Horti Petrop. 6, 2 : 329.

Sect. Azurella Sennik. sect. nov.

Calathidia 10—15 flora. Achaenia latere exalata et costis crassis donata. Plantae perennes, semirosulantes, breviter rhizomatosae accrescentiis sympodialibus.

Typus: *Cicerbita azurea* (Ledeb.) Beauverd.

Корзинки с 10—15 цветками. Семянки с толстыми некрыловидными боковыми ребрами. Растения многолетние, полурозеточные, короткокорневищные с симподиальным нарастанием.

Тип: *C. azurea* (Ledeb.) Beauverd.

Cicerbita azurea (Ledeb.) Beauverd, 1910, Bull. Soc. Bot. Gèneve, 2 Sér., 2 : 123. — *Sonchus azureus* Ledeb. 1833, Fl. Alt. 4 : 138.

Cicerbita azurea (Ledeb.) Beauverd var. glabra Sennik. var. nov.

A varietate typica involucri phyllis eglandulosis differt.

Typus: «China, [Xinjiang, Tian-Shan] a Ninquanzi ad austro-orientem 25 km versus, in ripa fluminis Ningjang-ho, piceeto, 16 VII/1957, N 36, Sheng-Tian» (LE).

От типовой разновидности отличается листочками обертки без железистых волосков.

Тип: «Китай, [Синьцзян, Тянь-Шань] от Нюцюаньцзы на юго-восток 25 км, по берегу р. Нинцзянхэ, ельник, № 36, 16 VII 1957, Шэн-Тянь» (LE).

4. *Mycelis* Cass. 1824, Dict. Sci. Nat. 33 : 483.

Согласно нашей предыдущей работе (Сенников, 1997), к роду *Mycelis* следует относить виды *Cicerbita* s. l., имеющие семянки с длинным носиком и наиболее выступающими узкокрыловидными боковыми ребрами, а также желтые венчики и жизненную форму короткокорневищного длиннопобегового многолетника. В Китае и других странах Юго-Восточной Азии произрастает 1 вид.

Mycelis sagittarioides (C. B. Clarke) Sennik. comb. nov. — *Lactuca sagittarioides* Clarke, 1876, Comp. Ind.: 265. — *Ixeridium sagittarioides* (Clarke) Pak et Kawano, 1992, Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ. (Ser. Biol.), 15 : 48.

M. sagittarioides, распространенный в Гималаях, северной Мьянме и Таиланде, а также в юго-западном Китае (пров. Юннань), был ошибочно отнесен к неродственной ему группе *Ixeris* S. l. (Pak., Kawano, 1992). Отличительным признаком видов

Ixeridium siamense (Kerr) Par et Kawano (= *Lactuca siamensis* Kerr) и *I. sagittarioides* от других видов рода *Ixeridium* (A. Gray) Tzvel. (*Ixeris* s. l.) авторы назвали «белый или грязно-белый» (а не желтоватый) паппус. Как показало изучение гербарного материала («China, Yunnan, Szemao, № 12998, A. Henry», LE), призматические в сечении семянки этого вида оттянуты в длинный беловато-зеленоватый носик, характерный для видов *Mycelis* s. l., и снабжены паппусом с отчетливым наружным рядом значительно более коротких, чем во внутреннем ряду, щетинок. 12 ребер семянки *Mycelis sagittarioides* неравные (боковые и центральные ребра на каждой плоскости наиболее утолщенные и выступающие), в основании с намечающейся группировкой по 3 ребра. Все перечисленные признаки наряду с формой листовой пластинки (треугольно-копьевидные листья с крылатым черешком и рудиментарными долями на нем) и наличием тонкого горизонтального корневища характерны для рода *Mycelis*, к которому мы и относим данный вид. Систематическое положение вида *Ixeridium siamense,* гербарные образцы которого нам неизвестны, остается для нас неопределенным.

5. Cephalorhynchus sect. Pterorhynchus Sennik. sect. nov.

Achaenia fusco-brunnea, fusiformia, sectione transversali rotundata vel subcompressa, in rostrum longum sensim attenuata, 12-costata.

Typus: *Cephalorhynchus kossinskyi* (Krasch.) Kirp.

Семянки темно-коричневые, веретеновидные, в сечении округлые или слегка сплюснутые, постепенно оттянутые в длинный носик, с 12 ребрами.

Тип: *C. kossinskyi* (Krasch.) Kirp.

Своеобразная группа, по некоторым признакам (семянки с характерной исчерченностью поверхности, намечающиеся крыловидные ребра, несколько утолщенные щетинки паппуса) уклоняющаяся к роду *Steptorhamphus* Bunge. Возможно, при более узкой трактовке объема родов ее придется выделить в особый род, как это уже сделано с группой *Zollikoferiastrum* (Камелин, 1993). 3 вида данной секции произрастают в Средней Азии, Кашгарии и Гималаях.

Cephalorhynchus soongoricus (Regel) Kovalevsk. 1962, Фл. Узб. 6 : 491. — *Lactuca soongorica* Regel, 1867, Bull. Soc. Nat. Mosc. 40, 2, 3 : 174.

Cephalorhynchus kossinskyi (Krasch.) Kirp. 1964, Фл. СССР, 29 : 347. — *Cicerbita kossinskyi* Krasch. 1927, Изв. Гл. бот. сада, 26, 2 : 115.

Cephalorhynchus macrorhizus (Royle) Tuisl, 1968, Ann. Naturhistor. Mus. Wien, 72 : 618. — *Mulgedium macrorhizum* Royle, 1835, Ill. Bot. Himal. Mount. 2, 6 : tab. 61, fig. 1 (*a—c*). — *M. laevigatum* DC. 1838, Prodr. 7 : 249. — *Melanoseris saxatilis* Edgew. 1846, Trans. Linn. Soc. 20 : 79. — *Lactuca hoffmeisteri* Klotsch, 1862, in Klotsch et Garcke, Bot. Ergebn. Prinz Waldemar: 81, tab. 80. — *L. laevigata* (DC.) Clarke, 1876, Comp. Ind.: 269. — *L. macrorhiza* (Royle) Hook. f. 1881, Fl. Brit. Ind. 3 : 408. — *Cicerbita duthieana* Beauverd, 1910. Bull. Soc. Bot. Gèneve, 2 Sér., 2 : 119. — *C. laevigata* (DC.) Beauverd, 1910, l. c.: 120. — *C. macrorhiza* (Royle) Beauverd, 1910, l. c.: 134. — *Cephalorhynchus saxatilis* (Edgew.) C. Shih, 1991, Acta Phytotax. Sin. 29, 5 : 416. — *C. albiflorus* C. Shih, 1991, l. c.: 415.

Разделение *Cicerbita macrorhiza (= Cephalorhynchus saxatilis)* и *C. laevigata* по степени и характеру рассечения стеблевых листьев мы, вслед за G. Tuisl (1968), считаем недостоверным. Сходным образом варьируют листья *Cephalorhynchus soongoricus*, однако никогда не бывая полностью перисторассеченными. Также едва ли можно особо выделить и белоцветковую форму *Cicerbita duthieana* (= *Cephalorhynchus albiflorus*). Подобные формы встречены и у других видов группы *Cicerbita* s. l. (Камелин, 1993). Отметим также, что *Mulgedium macrorhizum* был действительно обнародован не в 1839 г., как принято считать, а в 1835 г. на таблице с анализом.

6. *Crepidiastrum* Nakai, 1920, Bot. Mag. (Tokyo), 34 : 147.

Границы рода *Crepidiastrum* были установлены J.-H. Pak и S. Kawano (1992). В группе родов из родства *Ixeris* Cass. этот род отличается семянками без носика или

с коротким носиковидным сужением, с обычно широкими, слабо неравными или равными ребрами, составленными клетками либриформа и одревесневшей паренхимы, и с кремово-белыми опадающими щетинками паппуса, а также основным хромосомным числом $x = 5$. В таком понимании он охватывает все виды принятого во «Флоре СССР» (Цвелев, 1964) рода *Paraixeris*, синонимизируемого указанными авторами с родом *Crepidiastrum*.

Crepidiastrum denticulatum (Houtt.) Pak et Kawano, 1992, Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ. (Ser. Biol.), 15 : 56. — *Prenanthes denticulata* Houtt. 1779, Nat. Hist. 27 : 385, tab. 66, fig. 4. — *Paraixeris denticulata* (Houtt.) Nakai, 1920, Bot. Mag. (Tokyo), 34 : 156.

Весьма полиморфный вид с широким ареалом, распространенный в лесах России (Дальний Восток), восточной Монголии, Китая, Кореи, Японии и Вьетнама, и трудно отличимый от имеющего почти идентичный ареал *Crepidiastrum sonchifolium* (Bunge) Pak et Kawano (1992 : 58). Как показало изучение гербарного материала, эти виды надежно различаются по следующим признакам. Средние стеблевые листья у *C. denticulatum* узкостеблеобъемлющие, цельнокрайные либо более или менее выемчато-зубчатые до лопастных; у *C. sonchifolium* — широкостеблеобъемлющие, в нижней половине с длинными острыми зубцами. Рыльца и трубки пыльников у *C. denticulatum* буровато-зеленого цвета, у *C. sonchifolium*— всегда желтые. Семянки у *C. denticulatum* быстро суженные в очень короткий носик, у *C. sonchifolium* — более постепенно оттянутые в заметный носик около 1 мм дл.

На изученном материале выявлена изменчивость по наличию или отсутствию выростов на верхушке внутренних листочков обертки. Формы с выростами и без них встречаются у обоих рассматриваемых видов во всех частях ареала и могут трактоваться в качестве разновидностей. Отмеченная прежде (Stebbins, 1937) изменчивость длины листочков обертки в сочетании с наличием выростов проявляет комбинативный характер.

Crepidiastrum denticulatum (Houtt.) Pak et Kawano var. cornutum Sennik. var. nov.

Involucri phylla interiora apice excrescentia convexa donata.

Typus: «Corea, Quelpaert, in littore, 16 mars 1911, N 4812, Taquet» (LE).

Внутренние листочки обертки на вершине с изогнутым выростом.

Тип: «Corea, Quelpaert, in littore, 16 mars 1911, N 4812, Taquet» (LE).

Встречается преимущественно в северо-восточной части ареала вида (Япония, п-ов Корея, северо-восточный Китай (Манчжурия), российский Дальний Восток).

Crepidiastrum sonchifolium (Bunge) Pak et Kawano var. elegans (Franch.) Sennik. comb. et stat. nov. — *Lactuca elegans* Franch. 1895, Journ. Bot. (Paris), 9 : 262.

Встречается преимущественно в юго-западной части ареала вида (центральный и южный Китай).

Лопастнолистные экземпляры *C. denticulatum* мы отмечаем в качестве формы.

Crepidiastrum denticulatum (Houtt.) Pak et Kawano f. pinnatipartitum (Makino) Sennik. comb. nov. — *Lactuca denticulata* (Houtt.) Maxim. f. *pinnatipartita* Makino, 1898, Bot. Mag. (Tokyo), 13 : 48. — *Paraixeris pinnatipartita* (Makino) Tzvel. 1964, Фл. СССР, 29 : 398.

Crepidiastrum chelidoniifolium (Makino) Pak et Kawano, 1992, Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ. (Ser. Biol.), 15 : 56. — *Lactuca chelidoniifolia* Makino, 1898, Bot. Mag. (Tokyo), 12 : 47. — *L. saxatilis* A. Baran. 1954, Acta Soc. Harb. Invest. Nat. Ethn. 12 : 34, fig. 27—30, nom. invalid. altern.; id. 1960, Feddes Repert. 63 : 289, nom. invalid. altern. — *Ixeris saxatilis* A. Baran. 1954, l. c.: 34, nom. invalid. altern.; id. 1960, l. c.: 289, nom. invalid. altern. — *Paraixeris saxatilis* A. Baran. ex Tzvel. 1964, Фл. СССР, 29 : 400. — *Crepidiastrum saxatile* (A. Baran. ex Tzvel.) Pak et Kawano, 1992, l. c.: 57. — ? *C. koidzumianum* (Kitam.) Pak et Kawano, 1992, l. c.: 57.

Обнаруженный на территории Манчжурии (Баранов, Скворцов, 1954; Baranov, 1960) и российского Дальнего Востока (Кабанов, 1959), высокогорный вид *Crepidiastrum saxatile* не был идентифицирован с тождественным ему видом *C. chelidoniifolium,* но сравнивался с не родственными ему другими восточноазиатскими видами

Ixeris s. l. Изучение гербарного экземпляра из типового местонахождения *Lactuca saxatilis* («Китай, Хэйлунцзянская пров., уезд Шанчжи, р-н Вэйхэ, гора Датудинцза, скалы на вершине горы, 24 VIII 1953, № 1502, Wang Kuang-cheng», LE) показало его полную тождественность с экземплярами *Crepidiastrum chelidoniifolium* из Японии по всем признакам строения обертки и семянки, которые считались разграничивающими эти 2 вида (Цвелев, 1964; Pak, Kawano, 1992).

Поскольку название *Lactuca saxatilis* было предложено (дважды!) с альтернативным названием *Ixeris saxatilis* после 1953 г., ни одно из этих названий не является действительно обнародованным. Впервые валидизация названия этого таксона в роде *Paraixeris* (Цвелев, 1964) была произведена ссылкой на диагноз и гербарные образцы А. И. Баранова с отвержением обоих альтернативных названий.

Crepidiastrum humifusum (Dunn) Sennik. comb. nov. — *Lactuca humifusa* Dunn, 1903, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 35 : 512. — *Ixeris humifusa* (Dunn) Stebb. 1937, Journ. Bot. (London), 75 : 50. — *Paraixeris humifusa* (Dunn) C. Shih in litt.

Семянки этого вида, упомянутого G. Stebbins (1937) среди сомнительных, соответствуют семянкам видов секции *Paraixeris* (Nakai) Pak et Kawano рода *Crepidiastrum.* Хранящиеся в LE гербарные образцы этого вида из Китая («W. Hupeh, N 1012, E. H. Wilson»; «Prov. Szechwan (S. Wushan), March 1889, N 5571, A. Henry») были по нашей просьбе любезно определены Prof. Shih Chu.

Sect. Crepidopsis (Babc. et Stebb.) Sennik. comb. nov. — *Youngia* sect. *Crepidopsis* Babc. et Stebb. 1937, Gen. Youngia: 25.

Тип: *Crepis tenuifolia* Willd. (= *Youngia tenuifolia* (Willd.) Babc. et Stebb., *Crepidiastrum tenuifolium* (Willd.) Sennik.).

В секции 2 близкородственных вида, обитающих на аридных каменистых склонах нижнего и среднего пояса гор Средней Азии, южной Сибири, Монголии, Китая и Вьетнама.

Crepidiastrum tenuifolium (Willd.) Sennik. comb. nov. — *Crepis tenuifolia* Willd. 1803, Sp. Pl., ed. 3, 3 : 1606. — *Youngia tenuifolia* (Willd.) Babc. et Stebb. 1937, Gen. Youngia: 46. — *Prenanthes diversifolia* Ledeb. ex Spreng. 1826, Syst. Veg. 3 : 657. — *Youngia diversifolia* (Ledeb. ex Spreng.) Ledeb. 1846, Fl. Ross. 2, 2 : 837. — *Y. altaica* (Babc. et Stebb.) Czer. 1964, Фл. СССР, 29 : 383. — *Y. tenuifolia* (Willd.) Babc. et Stebb. subsp. *altaica* Babc. et Stebb. 1937, l. c.: 50.

Лектотип (Babcock, Stebbins, 1937 : 47) : «Siberia, Herb. Willd. N 14762-2» (B).

Crepidiastrum tenuicaule (Babc. et Stebb.) Sennik. comb. et stat. nov. — *Youngia tenuifolia* (Willd.) Babc. et Stebb. subsp. *tenuicaulis* Babc. et Stebb. 1937, Gen. Youngia: 52. — *Y. tenuicaulis* (Babc. et Stebb.) Czer. 1964, Фл. СССР, 29 : 385.

Тип: «Outher Mongolia, south central part, Artsa Bogdo Mountains, foothills, steep slopes, 36.8 km east of camp 16 in Andrews'Third Asiatic Expedition, N 352, L. W. Chaney» (UC).

Виды этой секции в работах по флоре СССР рассматривались в составе рода *Youngia* Cass., куда они, на наш взгляд, включены быть не могут. Избранный лектотипом рода *Youngia* (Babcock, Stebbins, 1937) вид *Y. lyrata* Cass. (= *Y. japonica* (L.) DC) и родственные ему виды из секций *Youngia* и *Mesomeris* Babc. et Stebb. имеют более или менее сплюснутые семянки с 12—15 тонкими неравными ребрами, где каждое третье ребро более выступает над поверхностью семянки, чем прочие, а боковые ребра часто выглядят узкокрыловидными. В основании семянки намечается слияние ребер в группы по 3 ребра, разделенные бороздкой; ребра в верхней части снабжены довольно длинными волосками — выступами клеток экзокарпия. Виды прочих секций, выделенных в роде *Youngia* в монографии E. B. Babcock и G. L. Stebbins (1937), существенно отличаются от видов секций *Youngia* и *Mesomeris* строением паппуса и ребер семянки и, по-видимому, относятся к другим родам.

Как показал анализ гербарного материала, растения, принадлежащие к видам *Youngia tenuifolia* и *Y. tenuicaulis,* имеют слабо сжатые, в сечении эллиптические семянки без носика, с 10 широкими уплощенными почти равными ребрами и опадающими щетинками паппуса. Эти признаки выделяют указанные виды как из

рода *Youngia,* так и из рода *Crepis* L., но наряду с основным хромосомным числом $x = 5$ (Babcock, Stebbins, 1937) и признаками морфологии растения (перисторассеченные листья, выросты на верхушке внутренних листочков обертки) позволяют отнести эти виды к роду *Crepidiastrum.*

7. **Ixeridium oldhamii (Maxim.) Sennik. comb. nov.** — *Lactuca oldhamii* Maxim. 1874, Mél. Biol. Bull. Phys.-Math. Imp. Sci. St.-Pétersb. 9 : 363.

Этот распространенный в Юго-Восточной Азии вид отличается от близкородственного *I. laevigatum* (Blume) Pak et Kawano широколанцетными кожистыми листьями, которые могут быть цельнокрайными или волнисто-зубчатыми.

8. *Mulgedium* Cass. 1824, Dict. Sci. Nat. 32 : 296.

Lectotypus (Sennikov, h. l. fide Кирпичников, 1964): *M. runcinatum* Cass. (= *M. tataricum* (L.) DC.).

Следование правилам номенклатуры побуждает нас корректно обозначить лектотип рода *Mulgedium* в современном (Кирпичников, 1964) понимании границ рода. Наиболее схожий с типовым вид *M. sibiricum* (L.) Less. не связан с ним тесным родством и прежде выделялся в особый род. На данном этапе исследования мы предпочитаем трактовать эти виды как представителей особых секций полиморфного рода *Mulgedium,* характеризующегося синими цветками, более или менее сплюснутыми продолговатыми семянками с неравными (2—3 увеличенных до крыловидных) свободными ребрами и довольно тонкими кремово-белыми или желтоватыми, зазубренными или почти гладкими щетинками паппуса. Виды этого рода широко распространены в северной (*M. tataricum*) и северо-восточной (*M. sibiricum*) Евразии.

Sect. *Mulgedium.*

Mulgedium tataricum (L.) DC. 1838, Prodr. 7 : 248. — *Sonchus tataricus* L. 1771, Mant. Pl. 2 : 572.

Sect. Lagedium (Soják) Sennik. comb. et stat. nov. — *Lagedium* Soják, 1961, Novit. Bot. Hort. Bot. Univ. Car. Prag.: 34; emend. C. Shih, 1988, Acta Phytotax. Sin. 26, 5 : 393.

Тип: *Lagedium sibiricum* (L.) Soják (= *Mulgedium sibiricum* (L.) Less.).

Mulgedium sibiricum (L.) Less. 1832, Synops. Compos.: 142. — *Sonchus sibiricus* L. 1753, Sp. Pl.: 795.

Включение при первоописании в род *Lagedium* лектотипа рода *Mulgedium* не делает название первого незаконным, так как этот лектотип был выбран после обнародования *Lagedium* (ст. 52.2, зам. 2 «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (International code..., 1994).

Традиционно к роду *Mulgedium* принято относить также вид *M. lessertianum* DC. (Shih, 1991). Как показало изучение строения семянки и паппуса данного вида, он не может быть отнесен ни к одному роду подтрибы *Lactucinae* и, по-видимому, является представителем гималайского рода *Dubyaea* (подтриба *Crepidiinae*). Систематическое положение указывавшихся для территории Китая видов *Mulgedium bracteatum* (Hook. f. et Thoms. ex Clarke) Shih и *M. monocephalum* (Chang) Shih, предположительно не относящихся к роду *Mulgedium,* осталось для нас неизвестным.

Я сердечно признателен Dr. Charles Jeffrey, любезно приславшему копии недоступных мне статей, и Prof. Shih Chu за помощь в определении гербарных образцов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Международного научного фонда (International Science Foundation, грант NUW 300).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранов А. И., Скворцов Б. В. Описания новых и малоизвестных растений Манчжурии. Вып. 2 // Зап. Харбинск. Общ. Естествоисп. Этногр. 1954. № 12. С. 27—38.

Кабанов Н. Е. О новом для флоры СССР виде рода *Lactuca* с Дальнего Востока — *Lactuca saxatilis* A. Baranov // Бот. мат. (Ленинград). 1959. Т. 19. С. 458—466.

Камелин Р. В. Роды *Zollikoferiastrum* (Kirp.) R. Kam., *Kovalevskiella* R. Kam. // Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. Ташкент, 1993. Т. 10. С. 126, 136, 137, 628, 629.

Кирпичников М. Э. Роды Цицербита — *Cicerbita* Wallr., Латук, Салат — *Lactuca* L. // Флора СССР. М.; Л., 1964. Т. 29. С. 274—317, 351—373, 726.

Сенников А. Н. Виды рода *Prenanthes* и группы родов из родства *Cicerbita* s. l. (*Asteraceae*) на Кавказе // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 2. С. 106—114.

Цвелев Н. Н. Род Параиксерис — *Paraixeris* Nakai // Флора СССР. М.; Л., 1964. Т. 29. С. 396—401, 727.

Babcock E. B., Stebbins G. L., Jr. The genus *Youngia.* Washington, 1937. 106 p. (Carnegie Institution of Washington Publication. N 484).

Baranov A. I. Two new and rare plants from North Manchuria, China // Feddes Repert. 1960. Bd 63, Hf 3. S. 287—290.

International code of botanical nomenclature (Tokyo code), adopted by the Fifteenth International botanical congress, Yokohama, August—September 1993 // Regn. Veg. 1994. Vol. 131. P. 1—389.

Pak J.-H., Kawano S. Biosystematic studies on the genus *Ixeris* and its allied genera (*Compositaae* — *Lactuceae*). IV. Taxonomic treatments and nomenclature // Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ. (Ser. Biol.). 1992. Vol. 15. N 1—2. P. 29—61.

Shih C. On circumscription of the genus *Prenanthes* L. and *Notoseris* Shih — a new genus of *Compositae* from China (на кит. яз.) // Acta Phytotax. Sin. 1987. Vol. 25. N 3. P. 189—203. Pl. 1—3.

Shih C. Revision of *Lactuca* and two new genera of tribe *Lactuceae (Compositae)* on the mainland of Asia // Acta Phytotax. Sin. 1988. Vol. 26. N 5. P. 382—393; Vol. 26. N 6. P. 418—428. Pl. 1, 2 (на кит. яз.).

Shih C. On circumscription of the genus *Cicerbita* Wallr., and two new genera of *Compositae* from Sino-Himalayan region // Acta Phytotax. Sin. 1991. Vol. 29. N 5. P. 394—417. Pl. 1 (на кит. яз.).

Stebbins G. L., Jr. Critical notes on the genus *Ixeris* // J. Bot. (London). 1937. Vol. 75. P. 43—51.

Tuisl G. Der Verwandtschaftskreis der Gattung *Lactuca* L. im iranischen Hochland und seinen Randgebieten // Ann. Naturhistor. Mus. Wien. 1968. Bd 72. S. 587—638. Taf. 1—3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 1 VII 1996

SUMMARY

The paper presents taxonomic and nomenclatural changes in some genera of the subtribes *Lactucinae* and *Crepidiinae* (*Asteraceae, Lactuceae*). On the ground of the texture of achene and pappus, new sections *Poicilachena, Tianschania* and *Azurella* (*Cicerbita*), *Lagedium* (*Mulgedium*), *Pterorhynchus* (*Cephalorhynchus*) and *Crepidopsis* (*Crepidiastrum*) are established. Three species are transferred into the genus *Paraprenanthes*, three into *Crepidiastrum,* one into *Mycelis* and one into *Ixeridium* due to more precise definition or alteration of generic limits. Examination of specific variability enable to enrich synonymy for *Pterocypsela indica* and *Crepidiastrum chelidoniifolium,* as well as to establish three new varietes in *Cicerbita azurea, Crepidiastrum denticulatum* (including a new form) and *C. sonchifolium.* Nomenclature of «*Lactuca saxatilis*», treated as the synonym of *Crepidiastrum chelidoniifolium,* is emended. Lectotypification of the genus *Mulgedium* is proposed.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29(470.343)

© Ю. Г. Суетина

ЛИШАЙНИКИ ГОРОДА ЙОШКАР-ОЛА, НОВЫЕ ДЛЯ РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ

Yu. G. SUETINA. LICHEN SPECIES OF YOSCHKAR-OLA CITY, NEW FOR THE MARI EL REPUBLIC

Приведены данные об 1 роде и 15 видах лишайников города Йошкар-Олы, новых для Марийской Республики.

Исследование лихенофлоры Марийской Республики было начато в 1931 г. Б. П. Васильковым и Л. Н. Васильевой и дополнено в последующие годы Васильковым (1940). На основе указанной публикации, а также работ Л. Г. Бязрова (1970а,б), Л. Н. Васильевой и В. А. Крейера (1981) был составлен список лишайников Республики Марий Эл, включающий в себя 207 таксонов. Однако этими исследованиями не была затронута лихенофлора окультуренных ландшафтов (городов, поселков и т. д.) обследуемой территории.

Цель настоящей работы — изучение эпифитной лихенофлоры города Йошкар-Олы.

Лишайники собирали в 1993 г. в некрупных парках, на кладбище «Марково» и на улицах города. Обследованы 13 видов деревьев: *Tilia cordata* Mill. — доминирующий среди зеленых насаждений города; часто встречающийся — *Betula pendula* Roeth.; интродуцированные — *Acer negundo* L., *Populus balsamifera* L., *P. trichocarpa* Hook., а также *Acer platanoides* L., *Alnus qlutinosa* (L.) Gaertn., *Padus avium* Mill., *Populus tremula* L., *Quercus robur* L., *Sorbus aucuparia* L., *Ulmus glabra* Huds., *U. laevis* Pall. При этом исследовали деревья виргинильного онтогенетического состояния прегенеративного периода, деревья генеративного периода и субсенильные растения (Диагнозы..., 1989).

В лихенофлоре г. Йошкар-Олы выявлено 15 новых для Марийской Республики видов лишайников, 3 из которых принадлежат к роду *Candelariella,* впервые включенному в список лишайников изучаемой территории.

Образцы определяли по общепринятым в лихенологии методам (Окснер, 1974). Обработку материала осуществляли на кафедре ботаники, экологии и физиологии растений Марийского госуниверситета (МарГУ), а также на кафедре микологии и альгологии биологического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Правильность определения проверена в Гербарии лишайников лаборатории лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН РАН), куда передана часть образцов.

В представленном списке видов указывается краткая морфологическая характеристика вида, субстрат, встречаемость со следующим обозначением: очень редко (1—2 местонахождения вида), изредка (3—6 местонахождений), часто (7 и более местонахождений); характер распространения в городе. Названия видов даны по работе R. Santesson (1993).

Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr. Слоевище зеленовато- или яично-желтое, мелкозернистое с немногочисленными апотециями или без них, образует пятна различной формы и размеров на стволах деревьев.

На коре *Betula pendula, Quercus robus,* на стволах *Populus balsamifera, P. trichocarpa,* на перидерме *Sorbus aucuparia,* на перидерме и корке *Tilia cordata.* Часто; распространенный в городе вид.

C. vitellina (Ehrh.) Müll. Arg. Слоевище желтое, 0.5—1 (редко до 1.5—2) см в диам., бородавчатое, часто бугорчатое, иногда ареолированное. Апотеции несколько крупнее, чем у предыдущего вида, многочисленные, часто скученные в центре слоевища, иногда угловатые; иногда отсутствуют.

На перидерме *Acer negundo, A. platanoides, Alnus glutinosa, Padus avium, Sorbus aucuparia,* на корке *Betula pendula, Ulmus laevis, Quercus robur,* на стволах *Populus balsamifera, P. tremula, P. trichocarpa,* на перидерме и корке *Tilia cordata.* Часто; широко распространенный в городе вид.

C. xanthostigma (Pers.) Lettau. Слоевище желтое, представлено рассеянными, обособленными мелкими мучнистыми зернышками, без апотециев. На перидерме *Acer negundo, Populus tremula, Sorbus aucuparia,* на перидерме и корке *Tilia cordata.* Изредка; в парках и на улицах окраин города.

Lecanora hagenii (Ach.) Ach. Слоевище беловато- или зеленовато-серое, тонкое, большей частью не развито. Апотеции мелкие, многочисленные, прижатые к слоевищу располагающиеся группами или обособленно.

На перидерме *Acer negundo, A. platanoides, Alnus glutinosa, Padus avium, Sorbus aucuparia,* на стволах *Populus balsamifera, P. tremula, P. trichocarpa,* на корке *Quercus robur, Ulmus glabra, U. laevis,* на перидерме и корке *Tilia cordata.* Часто; широко распространенный в городе вид.

Lecanora subintricata (Nyl.) Th. Fr. Слоевище серое, тонкое, плохо различимое. Апотеции многочисленные, рассеянные, некоторые тесно сближены, с выпуклым диском и нередко слабо выраженным слоевищным краем.

На перидерме *Sorbus aucuparia.* Очень редко; единичное местонахождение отмечено в парке на северной окраине города.

Melanelia fuliginosa (Fr. ex Duby) Essl. in Egan (*Parmelia laetevirens* (Flot.) F. Rosend.). Слоевище с оливково-зеленой верхней поверхностью, розетковидное, не более 3 см в диам., имеются участки, лишенные корового слоя. Изидии правильно цилиндрические или расширенные на вершине, простые, реже разветвленные до первого порядка, тесно собранные в центре слоевища.

На корке *Tilia cordata.* Изредка; на кладбище и на улицах окраин города.

M. subargentifera (Nyl.) Essl. Слоевище с оливково-коричневой верхней поверхностью, неопределенной формы, не более 5 см в диам. По краям лопастей имеются участки, лишенные корового слоя, а также небольшие розовато-коричневые некротические пятна.

На корке *Tilia cordata.* Очень редко; отмечен на улице Большое Чигашево южной окраины города.

Phlyctys argena (Spreng.) Flot. Слоевище беловато-серое, в виде тонкой, гладкой, местами соредиозной корочки до 2 см в диам., без апотециев.

На корке *Tilia cordata.* Очень редко; отмечен на улице Большое Чигашево.

Physcia adscendens (Fr.) H. Olivier. Слоевище со светло-серой верхней поверхностью, 0.5—1 (редко до 2) см в диам. На улицах города по сравнению с парками и кладбищем часто встречаются образцы с малым числом ресничек, меньшими по размерам шлемовидными соралиями, бугристым слоевищем, на верхней поверхности которого имеются трещины и розовато-коричневые некротические пятна.

На корке *Betula pendula*, на стволах *Populus balsmifera,* на перидерме *Sorbus aucuparia*, на перидерме и корке *Tilia cordata.* Изредка; в парках, на кладбище и на улицах окраин города.

P. tenella (Scop.) DC. in Lam. et DC. Слоевище со светло-серой верхней поверхностью, отличается от предыдущего вида несколько меньшими размерами и наличием губовидных соралей, не всегда отчетливо выраженных. Признаки поражения те же, что и у вышеописанного вида.

На корке *Betula pendula, Populus balsamifera,* на перидерме *Sorbus aucuparia* на перидерме и корке *Tilia cordata.* Изредка; в парках и на кладбище.

Physconia enteroxantha (Nyl.) Poelt. Слоевище с серой верхней поверхностью, с коричневатым оттенком и белым налетом по краям лопастей, розетковидное или неопределенной формы, до 5 см в диам. Соралии желтые, краевые и шаровидные, часто сливающиеся в многочисленные пятна различной формы.

На корке *Tilia cordata.* Очень редко; отмечен на улице Большое Чигашево.

Rinodina exigua (Ach.) Gray. Слоевище в виде беловато-серой, крупнобугорчатой корочки, местами ареолированной. Апотеции малочисленные, рассеянные, с плоским диском.

На корке *Tilia cordata.* Очень редко; отмечен на улице Большое Чигашево.

R. purina (Ach.) Arnold. Слоевище в виде зеленовато- или темно-серой зернистой или бугорчатой корочки, не всегда выражено. Апотеции многочисленные, обособленные, с выпуклым диском.

На перидерме *Acer platanoides, Alnus glutinosa, Padus avium, Sorbus aucuparia,* на корке *Betula pendula, Quercus robur,* на стволах *Populus balsamifera,* на перидерме и корке *Tilia cordata.* Часто; широко распространенный в городе вид.

Xanthoria candelaria (L.) Th. Fr. Слоевище с желтой верхней поверхностью, розетковидное или неопределенной формы, с зернистыми изидиями на концах лопастей, часто не превышает 2 см в диам.

На перидерме *Sorbus aucuparia*, на корке *Quercus robur, Tilia cordata, Ulmus laevis.* Изредка; в парках, на кладбище и на улицах окраин города.

X. polycarpa (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieder. Слоевище с желтой, желтовато-серой верхней поверхностью не превышает 1 см в диам. При развитии скученных в центре апотециев узкие лопасти слоевища не отчетливо выражены.

На перидерме *Acer negundo*, на корке *Betula pendula, Tilia cordata, Ulmus laevis.* Очень редко; отмечен на улице Большое Чигашево.

Гербарные образцы лишайников хранятся на кафедре ботаники, экологии и физиологии растений МарГУ.

Выражаю искреннюю благодарность научным руководителям проф. Л. А. Жуковой за обстоятельные консультации и А. В. Пчелкину за помощь в определении лишайников.

Работа выполнена при поддержке гранта Государственной научно-технической программы РАН «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бязров Л. Г. Виды лишайников, собранные впервые в Марийской АССР // Нов. сист. низш. раст. 1970 а. Т. 7. С. 298—299.

Бязров Л. Г. Синузии эпифитных лишайников в некоторых типах лесных биогеоценозов Марийской АССР // Бот. журн. 1970 б. Т. 55. № 8. С. 1065—1076.

Васильева Л. Н., Крейер В. А. Лишайники междуречья Большой Кокшаги и Большого Кундыша в Марийской АССР // Флора Марийской АССР и вопросы ее охраны: Межвузовский сборник. Йошкар-Ола, 1981. С. 3—9.

Васильков Б. П. К флоре лишайников Марийской Республики // Сб. трудов Поволжского лесотехнического института им. М. Горького. Йошкар-Ола, 1940. № 3. С. 16—23.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: методические разработки для студентов биологических специальностей / Под ред. О. В. Смирновой. М., 1989. Ч. 1. 120 с.

Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР (морфология, систематика, географическое распространение). Л., 1974. Вып. 2. 283 с.

Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

Марийский
государственный университет
Йошкар-Ола

Получено 21 V 1996

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.3/9 (571.6)

© В. Н. Стародубцев

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

V. N. STARODUBTSEV. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME RARE SPECIES OF VASCULAR PLANTS FROM THE RUSSIAN FAR EAST

Приведены числа хромосом (2n) для 12 редких видов растений Дальнего Востока России из семейств *Asteraceae, Berberidaceae, Betulaceae, Caprifoliaceae, Fabaceae, Liliaceae, Ranunculaceae* на материале из Приморского края и Сахалинской области.

Asteraceae

Filifolium sibiricum (L.) Kitam., **2n = 18.** Приморский край, Октябрьский р-н, близ пос. Покровка, 1989 г., № 8911, Нестерова.

Berberidaceae

Diphylleia grayi Fr. Schmidt, **2n = 12.** Сахалинская обл., о-в Кунашир, вулкан Менделеева, 1990 г., № 9000, Стародубцев.

Betulaceae

Alnus japonica (Thunb.) Steud., **2n = 56.** Приморский край, Ольгинский р-н, близ пос. Преображение, 1989 г., № 8927, Нестерова.

Betula schmidtii Regel., **2n = 56.** Приморский край, Хасанский р-н, п-ов Гамов, 1989 г., № 8934, Нестерова.

Caprifoliaceae

Weigela praecox (Lemoine) Bailey, *2n = 36.* Приморский край, Хасанский р-н, п-ов Гамов, 1989 г., № 8926, Нестерова.

Fabaceae

* *Lespedeza cyrtobotrya* Miq., **2n = 22.**[1] Приморский край, Хасанский р-н, близ пос. Краскино, п-ов Мраморный, 1989 г., № 8914, Нестерова.

* *L. tomentosa* (Thunb.) Maxim., **2n = 22.** Приморский край, Хасанский р-н, окр. пос. Андреевка, 1989 г., № 8915, Нестерова.

Liliaceae

Cardiocrinum glehnii (Fr. Shmidt) Makino, **2n = 24.** Сахалинская обл., о-в Кунашир, близ пос. Южно-Курильск, 1990 г., № 9010, Стародубцев.

Lilium buschianum Lodd., **2n = 24.** Приморский край, Октябрьский р-н, скалистые обнажения по правому берегу р. Раздольная, близ пос. Покровка, 1989 г., № 8913, Нестерова.

---

[1] Звездочкой отмечены виды, хромосомные числа которых для Дальнего Востока России приводятся впервые.

L. cernuum Kom., **2n = 24.** Приморский край, окр. г. Находка, известковые скалы морского берега в устье р. Партизанская, 1989 г., № 8920, Стародубцев.

Trilliaceae

Trillium smallii Maxim., **2n = 20.** Сахалинская обл., о-в Кунашир, вулкан Менделеева, 1990 г., № 9001, Стародубцев.

Ranunculaceae

Pulsatilla integrifolia Tatewaki et Ohwi ex Miyabe et Tatewaki, **2n = 16.** Сахалинская обл., о-в Сахалин, Нобельский хребет, гора Водораздельная, подгольцовый пояс, 1989 г., Баркалов, Вышин (VLA).

Документированные гербарные образцы находятся во Владивостоке в Дальневосточном региональном гербарии (VLA) при Биолого-почвенном институте ДВО РАН и в Гербарии Ботанического сада-института ДВО РАН.

Институт леса УрО РАН
Екатеринбург

Получено 4 XII 1996

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92(47 + 57) : 581.4

СЕРГЕЙ ЯКОВЛЕВИЧ СОКОЛОВ
(к 100-летию со дня рождения)

N. E. BULYGIN, O. A. SVJAZEVA. SERGEI YAKOVLEVICH SOKOLOV (ON THE OCCASION OF HIS CENTENARY)

Чем дальше в прошлое уходит от нас человек, тем ярче высвечивается его образ, его значение не только для своего времени, но и для сегодняшнего дня.

20 мая 1997 г. исполнилось бы 100 лет профессору Сергею Яковлевичу Соколову, крупнейшему ученому, ведущему дендрологу, геоботанику, лесоведу, доктору биологических наук, заслуженному деятелю науки РСФСР. С. Я. проработал в Ботаническом саду Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН) 27 лет и на протяжении 14 лет заведовал им. В нелегкой судьбе Ботанического сада за годы его существования трудные, «черные», периоды перемежались с периодами подъема и процветания. Именно таким периодом подъема были годы работы в Саду С. Я. в качестве заведующего. Значение для Сада С. Я. в XX в. так же велико, как Эдуарда Регеля в XI в.



С. Я. принял заведование Ботаническим садом в апреле 1938 г. Из неопубликованной автобиографии С. Я.: «Взяв на себя эту обязанность, я не представлял себе, насколько она окажется тяжкой... Моими непосредственными предшественниками по заведованию Садом были В. Л. Комаров, А. П. Ильинский и Н. В. Шипчинский. Сад был при них фактически хранителем коллекций живых растений и слабым пропагандистом ботанических знаний на показе, главным образом, оранжерейных растений. Сад как научный отдел института не имел специального профиля, которым обладали другие отделы БИНа... Пришлось многое приводить в порядок. Прежде всего необходимо было придать научным работам Ботанического сада определенный профиль, отличный от профиля других отделов БИНа. Стержневой проблемой была избрана проблема интродукции и акклиматизации растений, самым существенным образом связанная со всей деятельностью Ботанического сада в прошлом, настоящем и будущем. Народнохозяйственная направленность этих работ — зеленое строительство в его широком смысле. Работы экспериментального характера должны были сосредоточиваться на введении в культуру новых видов и сортов растений, на выведении последних, на изучении физиологических и общебиологических изменений растений при интродукции. Общей работой для всех сотрудников отдела и привлеченных лиц стало составление монументальной сводки „Деревья и кустарники СССР". Много энергии пришлось

потратить на улучшение культурно-просветительной работы... По всем научным темам были введены программы и методические записки... Были начаты фенологические наблюдения... Все эти и многие другие мероприятия помогли Ботаническому саду довольно быстро занять достойное место среди других научных отделов Института».

Блестящий организаторский талант, неуемная энергия, огромная эрудиция, необыкновенное трудолюбие, высокая требовательность к себе и своим подчиненным, обилие научных идей позволили С. Я. сделать Ботанический сад в научном отношении ведущим в стране. В эти годы Сад принимал активное участие в проектировании многих региональных ботанических садов, а С. Я., кроме того, консультировал их будущих сотрудников по вопросам организации научной работы. С именем С. Я. связано создание Главного ботанического сада РАН и Совета ботанических садов СССР. Двери кабинета С. Я. были открыты для всех нуждающихся в советах и помощи, для специалистов любого профиля: от ботаников, ландшафтных архитекторов, лесоводов, преподавателей до инженеров-градостроителей, гидротехников, медиков и др.

С. Я. был дендрологом очень широкого диапазона и почти энциклопедических знаний. В своих трудах он предстает перед нами то как дендролог-лесовед, лесной фитоценолог и типолог, то как дендрофенолог и крупнейший специалист в области морфогенеза древесных пород, то как дендролог-географ, интродуктор, ландшафтный архитектор. В нем удивительно сочетались яркий талант тонкого экспериментатора и блестящего организатора науки, талант крупнейшего теоретика и одновременно пропагандиста и популяризатора ботанических знаний. С. Я. был и очень умелым и настойчивым организатором внедрения результатов научных разработок в практику лесного хозяйства и озеленения, ярым поборником охраны природы, инициатором многих правительственных актов, направленных на создание заказников и заповедников, комплексных хозяйств по рациональному использованию растительных ресурсов.

Дендрология как раздел ботаники, изучающий древесные растения, так же стара, как и сама ботаника. Однако мы по праву связываем зарождение и становление современной дендрологии с именами В. Н. Сукачева и его учеников. Сукачев первым понял, что сведения о древесных породах, даваемые в курсе систематики и морфологии растений, для лесоводов недостаточны (нет данных о биологии, экологии, географии, внутривидовом разнообразии, практическом значении). В 1905 г. он начал читать новый курс «Географическое распространение древесных пород», явившийся родоначальником современной дендрологии. У Сукачева было много учеников и блестящих последователей нового научного направления: Н. А. Коновалов, В. А. Поварницин, А. Д. Гожев, П. Л. Богданов, П. А. Акимов, позже — В. С. Гулисашвили, Ф. Н. Русанов, Ф. Л. Щепотьев, И. Д. Юркевич и др. Но первым среди них был С. Я. Соколов. Если зарождение новой дендрологии мы связываем с именем Сукачева, то ее современное содержание — прежде всего с именем С. Я. В трудах С. Я. и его учеников и последователей дендрология стала тем синтетическим разделом ботаники, который охватывает всю систему знаний о деревянистых растениях различных биоморф.

Однако дендрологом С. Я. стал не сразу. Можно выделить три основных этапа становления его как дендролога: 1) 1920—1930 гг. — лесоводственно-фитоценотический; 2) 1930—1960 гг. — собственно дендрологический; 3) последние годы жизни — дендролого-географический и дендролого-фитоценотический. Творческий путь С. Я. как дендролога представляет как бы смыкающуюся спираль: от фитоценолого-дендрологических исследований через широкий комплекс различных дендрологических направлений к дендролого-фитоценотическим обобщениям на географической основе (ареалы древесных пород — совершенно новый тип дендролого-хорологической и фитоценотической характеристики древесных).

Лесоводственно-фитоценотический или лесотипологический этап научной деятельности С. Я. ведет начало от студенческих лет в Лесном институте. На первых

ступенях научного пути С. Я. не проявлял особого интереса к дендрологии в ее классическом понимании. Начав научную работу в Казанском университете у проф. А. Я. Гордягина и продолжая ее в Лесном институте под руководством В. Н. Сукачева, С. Я. долгое время занимался вопросами фитоценологии и лесной типологии.

Как лесовод-дендролог С. Я. начал формироваться в период его работы в комплексной экспедиции, организованной в 1929—1930 гг. Центральным научно-исследовательским институтом лесного хозяйства и изучавшей под руководством В. Н. Сукачева ценные древесные породы на Южном берегу Крыма и Черноморском побережье Кавказа. В результате появились первые дендролого-лесоводственные публикации С. Я., отчеты о работе экспедиции, рекомендации по ведению лесного хозяйства в обследованных районах Кавказа. По предложению С. Я., решением Совнаркома участки тисового и самшитового леса около Хосты были выделены в качестве заповедника. В 1930 г. С. Я. вместе с Л. Ф. Правдиным организовал Сочинскую лесную опытную станцию (ЛОС) и выращивание на ее питомнике платанов и кипарисов для озеленения Сочи. Это было первое участие С. Я. в зеленом строительстве. Тогда же С. Я. положил начало первым в системе ЛОС СССР фенологическим наблюдениям над древесными растениями Кавказского заповедника по разработанным им программе и методике, что явилось серьезным вкладом в развитие отечественной фитофенологии. Эти методические разработки и организация фенонаблюдений нашли свое отражение в программах Научно-исследовательского института лесного хозяйства и ЛОС СССР, а в работах С. Я. получили дальнейшее развитие значительно позже, когда им были опубликованы «Краткая программа и методика экспедиций ботанических садов» (1952) и «Фенологическая программа», изложенная в «Обращении к учреждениям и лицам, ведущим фенологические наблюдения над растениями» (1957). Разработка и публикация этих фенологических программ и организаторская работа С. Я. по внедрению фенологической службы в ботанических садах страны способствовали значительному расширению притока информации о биоритмике древесных интродуцентов и аборигенов, их биологии и экологии, географической внутривидовой изменчивости, способности к адаптации при интродукции.

В 1933 г. С. Я. перешел на постоянную работу в Отдел геоботаники БИН. Несмотря на то что его продолжают волновать проблемы лесной фитоценологии и типологии, его внимание все больше и больше привлекают вопросы изучения дендрофлоры СССР, экологии и биологии древесных растений. В 1933 г. в составе комплексной экспедиции СОПС АН СССР он изучает плодовые леса Южной Киргизии: типологию лесов, формовое разнообразие пород. Результаты этих исследований в значительной мере способствовали созданию в лесах южного Тянь-Шаня специализированных лесоплодовых хозяйств. Здесь, как и во время работы в экспедиции на Кавказе, С. Я. стал проявлять себя как дендролог-ресурсовед. В 1934 г. в составе Абхазской экспедиции БИН С. Я. исследует типы лесов и экзоты Абхазии.

В 1932 г. С. Я. с большим сожалением оставил преподавательскую работу в Лесном институте. Однако вскоре он возвращается к ней: в 1935—1938 гг. он преподает дендрологию в Ленинградском техникуме зеленого строительства, разрабатывает методику преподавания этого курса, участвует в написании учебника и издает первый в СССР справочник по декоративным свойствам древесных растений, перспективных для зеленого строительства в европейской части СССР. В 1938 г. в Доме архитектора он прочел цикл лекций по декоративной дендрологии.

Дендролого-лесоведческие материалы С. Я. впервые были им обобщены в главе «Леса Кавказа и Крыма и породы, их образующие» коллективного учебника «Дендрология с основами лесной геоботаники» (1934). Комплексная эколого-дендрологическая и дендролого-ценотическая характеристика древесных растений — прототип таковой в изданиях «Деревья и кустарники СССР» и «Ареалы деревьев и кустарников СССР».

Докторская диссертация С. Я. «Некоторые основные проблемы фитоценологии и решение их на примере лесов Западного Закавказья» — это работа фитоценотическая, но на эколого-дендрологической основе. В ней впервые была вскрыта связь

динамики фитоценотических процессов с биологией и экологией деревьев и кустарников. Она содержит новые данные по реакции древесных растений на освещенность (новая комплексная методика) и изменчивость световой реакции в зависимости от других экофакторов, а также классификации древесных растений по теневыносливости (наиболее обширная из существующих и поныне) и по реакции на содержание кальция, общее плодородие, увлажнение. Отсюда видно, что лесной типолог должен быть прежде всего прекрасным дендрологом, тонко понимающим связь динамики формирования лесных фитоценозов с экологией и биологией не только деревьев-лесообразователей, но и растений других ярусов растительного покрова. Этот комплексный эколого-ценотический подход к лесной типологии был крупным шагом вперед в сравнении с работами Г. Ф. Морозова и Сукачева и соответствует современному уровню наиболее глубоких лесоводственно-фитоценотических исследований.

С 1938 г. после назначения С. Я. заведующим Ботаническим садом БИН основным видом его научной деятельности стала работа по интродукции и акклиматизации древесных растений в Саду и в системе других ботанических садов СССР. Начав подготовку дендрологической энциклопедии «Деревья и кустарники СССР», С. Я. скоро убедился в том, что в литературе при кажущейся изученности древесных растений фактически скудны, а подчас противоречивы сведения о морфологии, биологии и экологии многих древесных аборигенов и особенно интродуцентов. Очень мало данных о районах культуры последних в нашей стране. Путем публикаций обращений в журналах «Природа» и «Ботанический журнал» С. Я. удалось собрать от добровольных корреспондентов-дендрологов недостающие сведения и совместно с авторским коллективом, насчитывающим свыше 50 ученых, осуществить монографическую обработку около 2900 отечественных и свыше 2000 интродуцированных видов растений с древеснеющими стеблями из 608 родов и 110 семейств. В течение необычайно короткого времени (1949—1962 гг.) было издано 6 уникальных томов «Деревья и кустарники СССР», в которых охарактеризованы морфологические, биологические, экологические свойства древесных растений СССР, фитоценотические особенности, районы и успешность культуры, народно-хозяйственное значение, свойства древесины и элементы агротехники. Издание этой энциклопедии можно по праву считать научным подвигом С. Я. и его коллег. С. Я. был не только ее организатором и ответственным редактором всех томов, но и автором монографических обработок 13 семейств и около 30 родов.

Впервые в истории дендрологии в такой обширной стране, как наша, была полностью охарактеризована местная и интродуцированная дендрофлора, что, бесспорно, способствовало более глубокому изучению дендрофлоры различных районов страны, лучшему использованию растений в лесном хозяйстве и озеленении, организации охраны редких и исчезающих деревянистых видов. Начатую С. Я. большую работу по подведению итогов интродукции древесных растений в СССР продолжают его ученики и последователи. Много энергии С. Я. затратил на организацию изданий региональных дендрологических сводок. Разработке программ этих изданий были посвящены проведенные в 1963 г. по инициативе С. Я. совещания дендрологов Прибалтики и Средней Азии.

С 1952 г. в дендрологической тематике С. Я. появилось морфо-физиологическое направление — работы по росту пластинки листа, формированию почек и развитию побегов, выполненные как самим С. Я., так и совместно с З. Т. Артюшенко. Эта серия интересных исследований сразу же нашла последователей. Ныне трудно назвать ботанический сад, где бы не проводились подобные исследования. Перспективность этого научного направления очевидна и доказана работами многих ученых. Особый интерес представляет выявление корреляций между ритмом эмбрионального развития побегов с целью фенологической диагностики динамики внутрипочечного формирования побегов и прогноза их последующего внепочечного развития. Такие корреляции обнаруживались уже в работах С. Я. и З. Т. и впоследствии были подтверждены исследованиями других авторов. Эта серия работ С. Я. и З. Т. способствовала становлению нового направления фенологии древесных — микрофенологии.

Издание «Флоры СССР», «Деревьев и кустарников СССР», «Геоботанической карты СССР» с пояснительным текстом, региональных «Флор» и сводок по дендрологии, многих частных работ, а также коллекции растений, хранимые в гербариях, дали возможность приступить к обобщающим работам по географии древесных растений флоры СССР. Переход от создания «Деревьев и кустарников СССР» к обобщающим работам по географии древесных был закономерен: одной из задач, поставленных перед этим изданием, была характеристика естественных и культурных ареалов дикорастущих и интродуцированных видов. В нем были приведены карты ареалов некоторых видов, но нередко схематичные. С. Я. планировал в последующих томах «Деревьев и кустарников СССР» изложить результаты изучения географии древесных.

Изучение географии древесных стало главным содержанием работы С. Я. в последние 12 лет его жизни. География растений интересовала С. Я. не только как проблема ботанико-географическая и флорогенетическая. Выяснение общих закономерностей в размещении дикой и культурной флоры на территории СССР даст возможность подойти к разрешению различных вопросов теории интродукции и акклиматизации растений, провести дендрологическое районирование СССР и разработать прогноз дальнейшей интродукции древесных.

Для выяснения общих закономерностей нужен был большой фактический материал по географии таксонов. К 1960 г. у С. Я. были готовы карты ареалов основных лесообразующих пород, в особенности хвойных, составленные по материалам, ранее опубликованным другими авторами, но исправленные и дополненные самим С. Я. Анализируя распространение хвойных, С. Я. на основе их ареалов разработал карту районирования территории СССР по *Pinaceae,* получив довольно подробную картину количественного распределения видов этого семейства в СССР. Принцип картографического показа численного распределения видов в пределах рода или семейства не нов, но обычно эти карты схематичны. С. Я. же основывал их на ареалах. Подобный опыт районирования территории СССР по одной группе растений был проведен затем с родом *Acer*. Однако для такого районирования по всем семействам нужны были карты ареалов всех видов, а их было явно недостаточно, и эта работа была отложена.

В начале 1960-х гг. С. Я. дал статистическую обработку материала по географии древесных СССР. Отсутствие карт ареалов большинства видов вынуждало воспользоваться районами «Флоры СССР». На основе этих районов были составлены картограммы, показывающие географию численного богатства флоры семействами, родами, видами древесных растений. Опираясь на них, С. Я. впервые проанализировал весь семейственный, родовой и частично видовой состав дендрофлоры, рассмотрев в общих чертах связи дендрофлоры СССР с зарубежными флорами. Материалы этого анализа опубликованы частично в «Географии древесных растений СССР» и в «Хорологии древесных растений СССР». Эти данные позволили С. Я. сравнить дендрофлору крупных физико-географических областей СССР, выявить процент и распространение эндемиков. Последнее убедило С. Я. в том, что подавляющее большинство эндемиков относится к неоэндемикам, обилие которых скрывает наличие реликтовых эндемиков, так необходимых для понимания истории флоры. Особое внимание при характеристике дендрофлоры С. Я. уделял географии жизненных форм древесных. Проанализировав их соотношение по районам «Флоры СССР», он охарактеризовал дендрофлору СССР как вариант дендрофлор умеренной климатической области земного шара.

Превосходное знание дендрофлоры СССР и собранный материал по географии древесных позволили С. Я. предложить проект дендрологического районирования территории СССР. В его основу он положил закономерности в географии жизненных форм древесных растений, их видовой состав, историю флоры, ареалы отдельных древесных пород. Проект был опубликован в Комаровских чтениях (1965 г.), а в 1966 г. ему была посвящена статья «Дендрологические зоны и провинции СССР».

С 1965 г. С. Я. все внимание переключил на создание атласа ареалов древесных

растений флоры СССР, параллельно планируя с 1971 г. начать работу по теме «География древесных экзотов СССР». Он учитывал, что сложные взаимоотношения древесных растений на одной территории зависят, прежде всего, от их ареалов, а последние — явления исторические и в то же время биогеоценотические. Поэтому помимо ареала необходима и фитоценотическая характеристика вида. Ареалогическая и фитоценотическая характеристики должны были явиться серьезным дополнением к описаниям видов, данным в «Деревьях и кустарниках СССР».

К середине 60-х гг. разными авторами в различных изданиях было опубликовано немало карт ареалов или частей ареалов видов. Однако от первоначального замысла С. Я. (собрать воедино уже опубликованные карты и составить лишь недостающие) пришлось отказаться: появление новых данных по видовому составу многих родов, а также по ранее малоизученным районам требовало критического подхода к напечатанному материалу. Поэтому большинство карт ареалов было составлено заново. С. Я. разработал план атласа, писал тексты о роли видов в растительном покрове, корректировал карты, но увидеть воплощение своего замысла ему, к сожалению, не довелось (С. Я. скоропостижно скончался в 1971 г.). Он спешил выполнить эту работу, понимая, что атлас ареалов всех видов древесных, пусть для начала с мелкомасштабными картами, не позволяющими связать ареал с орографией, гидрологией, почвами, а лишь дающий общее представление о географии видов, нужен дендрологам, лесоводам, интродукторам и другим специалистам. «Меня крайне интересует Ваш „Атлас ареалов деревьев и кустарников СССР"», — писал ему в письме в марте 1966 г. В. Н. Сукачев.

Работу над атласом продолжили ученики С. Я.: О. А. Связева и В. А. Кубли. Публикация «Ареалов деревьев и кустарников СССР» завершилась только через 15 лет после смерти С. Я. и стала возможной благодаря поддержке В. И. Грубова, А. А. Корчагина, Ф. С. Пилипенко, взявших на себя труд по редактированию этого издания.

С. Я. принимал участие и в создании других атласов: «Атласа лесов СССР» (1973), «Атласа ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР» (1983) (С. Я. был членом редколлегии и одним из авторов этого атласа), «Физико-географического атласа мира» (1964). Он никогда не таил от людей того, что им сделано или задумано, будь то составленные карты или новые данные по географии видов, текстовые характеристики к картам или выявленные закономерности. Им было прочитано несколько докладов о географии древесных растений СССР. Он стремился заинтересовать своей работой многих, понимая, что изучение распространения видов в отдельных районах страны позволит составить более полное и точное представление об ареале вида в целом. И поэтому очень внимательно следил за всеми вновь публикуемыми картами ареалов.

Как в свое время выход в свет «Деревьев и кустарников СССР» повлек за собой создание региональных дендрологических сводок, так и работа над атласом ареалов дала толчок к появлению статей и книг по географии видов в отдельных регионах, а также изучению распространения экзотов в нашей стране. И это С. Я. считал бы одним из немаловажных итогов своего труда.

С. Я. мечтал подвести итоги интродукции древесных в СССР. Задача обобщений остается нерешенной и очень актуальной.

Сегодня еще нельзя в полной мере оценить роль С. Я. в развитии дендрологии, так как плоды его колоссальной научной и организаторской работы будут еще долго ощущаться наукой и практикой через труды его учеников и последователей. А называть себя учеником С. Я., его последователем не только почетно, но и очень ответственно, так как для этого надо хотя бы в малой степени походить на С. Я. А это очень и очень трудно!

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ С. Я. СОКОЛОВА

Список печатных работ С. Я. приведен в Ботаническом журнале (1968.Т. 53. № 1. С. 124—130; 1971. Т. 56, № 11, С. 1713). Здесь приводятся работы, опубликованные после смерти С. Я.

1971. К биологии сосны кедровой (кедра сибирского) *Pinus sibirica* Du Tour // Кедр сибирский на европейском севере СССР: его распространение, возобновление и культура. Л.: Наука. С. 6—20.

1973. Ареалы древесных пород: сосна, дуб // Атлас лесов СССР. М.: ГУГК. С. 12 (карта). (Совместно с О. А. Связевой).

Ареалы древесных пород: ель, пихта, липа, осина // Там же. С. 13 (карта). (Совместно с О. А. Связевой, И. В. Васильевым, В. А. Кубли).

Ареалы древесных пород: лиственница, береза, бук, граб // Там же. С. 14 (карта). (Совместно с О. А. Связевой, В. А. Кубли, В. Н. Васильевым, Б. Н. Замятниным).

1977. Сем. *Aristolochiaceae* Juss. — Кирказоновые // Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, Т. 1. С. 136.

Сем. *Cupressaceae* Bartl. — Кипарисовые // Там же. С. 33—40.

Сем. *Fagaceae* Dum. — Буковые // Там же. С. 112—115, карты №№ 83—86 (совместно с О. А. Связевой, В. А. Кубли).

Сем. *Juglandaceae* A. Rich. ex Kunth — Ореховые // Там же. С. 86—89.

Сем. *Liliaceae* Juss. — Лилейные // Там же. С. 47, карта 22 Г, Д.

Сем. *Pinaceae* Lindl. — Сосновые // Там же. С. 6—33, карты №№ 2—11 (совместно с О. А. Связевой).

Сем. *Taxaceae* S. F. Gray — Тиссовые // Там же. С. 5—6, карта 1 (совместно с О. А. Связевой).

Род *Carpinus* L. — Граб // Там же. С. 107—110, карты №№ 80А, Б, 81 (совместно с О. А. Связевой, В. А. Кубли).

Род *Chosenia* Nakai — Чозения // Там же. С. 48—49, карта № 23.

Род *Corylus* L. — Лещина // Там же. С. 110—112, карты 82, 83Б.

Род *Ostrya* (Michx.) Scop. — Хмелеграб // Там же. С. 110, карта 80В.

Род *Populus* L. — Тополь // Там же. С. 77—85 (совместно с О. А. Связевой).

Alnus barbata C. A. Mey. — Ольха бородатая // Там же. С. 100.

Alnus subcordata C. A. Mey. — Ольха сердцелистная // Там же. С. 106.

Betula litwinowii Doluch. — Береза Литвинова // Там же. С. 91.

Betula medwedewii Regel — Береза Медведева // Там же. С. 91—92 (совместно с А. К. Скворцовым).

Betula raddeana Trautv. — Береза Радде // Там же. С. 99 (совместно с А. К. Скворцовым).

Myrica tomentosa (DC.) Aschers. —Восковница пушистая // Там же. С. 86.

1980. Сем. *Magnoliaceae* Juss. — Магнолиевые // Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука. Т. 2. С. 26.

Сем. *Menispermaceae* Juss.— Луносемянниковые // Там же. С. 26.

Сем. *Ranunculaceae* Juss. — Лютиковые // Там же. С. 21—23 (совместно с О. А. Связевой).

Сем. *Saxifragaceae* Juss. —Камнеломковые (кроме *Philadelphus*) // Там же. С. 27—35.

Сем. *Schisandraceae* Blume — Лимонниковые // Там же. С. 26—27.

Berberis amurensis Rupr. — Барбарис амурский // Там же. С. 23—24.

1983. Лиственница Гмелина — *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., лиственница сибирская — *Larix sibirica* Ledeb. // Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М.: ГУГК. С. 32—33 (карта). (Совместно с О. А. Связевой).

Пихта сибирская — *Abies sibirica* Ledeb. // Там же. С. 86 (карта). (Совместно с О. А. Связевой).

Сосна Коха — *Pinus kochiana* Klotzsch ex C. Koch, сосна обыкновенная — *Pinus sylvestris* L. // Там же. С. 148—149 (карта). (Совместно с О. А. Связевой).

1986. Сем. *Actinidiaceae* Hutch. — Актинидиевые // Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука. Т. 3. С. 90 (совместно с В. А. Кубли).

Сем. *Araliaceae* Juss. — Аралиевые (кроме *Hedera*) // Там же. С. 104—105 (*Eleutherococcus* — совместно с О. А. Связевой).

Сем. *Caprifoliaceae* Juss. — Жимолостные // Там же. С. 131—147 (совместно с О. А. Связевой).

Сем. *Daphniphyllaceae* Muell. Arg. — Волчелистниковые // Там же. С. 57.

Сем. *Ericaceae* Juss. — Вересковые (кроме *Epigaea, Arbutus, Erica*) // Там же. С. 107—118 (*Rhododendron* — совместно с О. А. Связевой, В. А. Кубли; *Arctostaphylos* — совместно с О. А. Связевой).

Сем. *Rutaceae* Juss.— Рутовые // Там же. С. 56.

Род *Acer* L. — Клен // Там же. С. 68—77 (совместно с О. А. Связевой).

Род *Ampelopsis* Michx. — Виноградовник // Там же. С. 84 (совместно с О. А. Связевой).

Род *Celastrus* L. — Древогубец // Там же. С. 67.

Род *Ilex* L. — Падуб // Там же. С. 62 (совместно с О. А. Связевой).

Род *Lespedeza* Michx. — Леспедеца // Там же. С. 52—53 (совместно с О. А. Связевой).

Род *Ligustrum* L. — Бирючина // Там же. С. 125 (совместно с О. А. Связевой).

Род *Pueraria* DC. — Пуэрария // Там же. С. 53.

Род *Securinega* Comm. ex Juss. — Секуринега // Там же. С. 57.

Род *Syringa* L. — Сирень // Там же. С. 124—125 (совместно с О. А. Связевой).

Род *Vaccinium* L. — Черника // Там же. С. 119—120 (совместно с В. А. Кубли, О. А. Связевой).

Род *Vitis* L. — Виноград // Там же. С. 83—84 (совместно с В. А. Кубли).

Caragana fruticosa (Pall.) Bess. — Карагана кустарниковая; *Caragana jubata* (Pall.) Poir. — Карагана гривастая // Там же. С. 19—20 (совместно с Н. В. Горбуновой).

Caragana ussuriensis (Regel) Pojark. — Карагана уссурийская // Там же. С. 24.

Daphne kamtschatica Maxim. — Волчеягодник камчатский // Там же. С. 98.

Fraxinus mandshurica Rupr. — Ясень маньчжурский; *Fraxinus rhynchophylla* Hance — Ясень носолистный // Там же. С. 122, 124.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Санкт-Петербургская
лесотехническая академия

Получено 29 X 1996

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582

«CALYX» — НОВЫЙ ЖУРНАЛ ПО ТАКСОНОМИИ РАСТЕНИЙ

V. V. BYALT, L. V. ORLOVA. «CALYX», A NEW JOURNAL ON PLANT TAXONOMY

С мая 1992 г. английским ботаником P. V. Heath выпускается новый ботанический журнал «Calyx». Название журнала происходит от греческого слова καλυξ (чашечка цветка).

Редактором и основным автором нового издания является P. V. Heath (9 Hazeldene Meads, Brighton BN1 5LR, England).

Новый журнал выходит 4—5 раз в год, в неопределенные промежутки времени. Например, Calyx 2 (2) был опубликован через 14 дней после выхода в свет Calyx 2 (1), тогда как между выходом Calyx 4 (1) и Calyx 3 (5) перерыв составил 11 месяцев (Heath, 1995a, b). В журнале публикуются оригинальные краткие статьи и другие материалы, посвященные прежде всего таксономии и систематике высших и низших растений (из любых систематических групп).

По нашим сведениям, в настоящее время полностью опубликованы 5 томов и продолжается выпуск 6-го тома. Вышедшие номера содержат большое количество небольших статей и заметок одного автора — Heath. Его публикации можно разбить на ряд серий.

1. Критические статьи, посвященные проблемам типификации различных таксонов, прежде всего отдельных родов и видов (например «The type of *Crassula punctata* Linne», «The type of *Rosa arvensis* Hudson», «The type of *Delosperma* Brown» и др.).

2. Статьи, содержащие многочисленные новые комбинации, новые названия и новые таксоны. Чаще всего они не содержат комментариев и представляют собой простые списки (в качестве примера можно назвать «New combinations in *Combesia* Richard», «Three new generic names in *Crassulaceae*», «A new combination in *Rhipsalis* Gaertner» и др.).

3. Монографические списки по отдельным небольшим родам, обычно также без комментариев («A check-list of *Thisantha* Ecklon & Zeyher», «A synopsis of Monanthes Haworth» и др.).

4. Статьи, посвященные критическому разбору предложений других систематиков по консервации таксонов, опубликованных в Taxon («Commentary on the proposal to conserve *Verbesina* Linne», «Commentary on the proposal to conserve *Riccia* Linne», «Synopsis of the commentaries on the proposals to conserve Linnean generic names»).

5. Номенклатурные комментарии по отдельным статьям, предложениям и советам «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (МКБН) (такие как «Commentary on proposal 13», «Commentary on proposals 136—144» и др.).

6. Критические рецензии на различные ботанические издания (например, «Review of R. K. Brummitt & C. E. Powell. Authors of plant names», «Brown's „Mesembryanthemum and some new genera separated from it"»).

7. Статьи, посвященные этимологии названий растений («The etymologies of Nolinaceous names» и др.).

В целом складывается впечатление, что журнал носит, скорее, таксономический характер, чем общеботанический или садоводческий. По своей сути он напоминает Taxon, но фактически издается частным лицом исключительно для собственных

статей. Очевидно, что необходимость в таком издании появилась для Heath из-за невозможности быстрого опубликования большого количества статей в таких общепризнанных таксономических журналах как Taxon, Novon и др. Кроме того, бросается в глаза крайне критичное отношение к работам других авторов и достаточно слабая самокритичность в отношении собственных публикаций. В ряде случаев Heath вынужден поправлять самого себя. В других случаях, автор фактически производит ревизии целых родов. При этом остается совершенно неясным, на каком основании мы должны принять точку зрения автора, так как нет никаких комментариев по поводу производимых им таксономических изменений.

Несмотря на определенные недостатки, журнал издается современными способами копирования, и поэтому не может считаться рукописным или размноженным при помощи способа, отвергаемого МКБН. Необходимо подчеркнуть, что в журнале публикуются и, вероятно, будут публиковаться в дальнейшем первоописания таксонов и новые комбинации, которые не могут не приниматься во внимание ботаниками при ревизиях соответствующих систематических групп и флористических работах.

Приложение (даты публикации Calyx с 1 по 4 тома (по: Heath, 1995a, с дополнением)):

Calyx 1 (1) — 18 мая 1992, 6 июня 1992, 3 марта 1993, 28 июня 1993
Calyx 1 (2) — 23 июня 1992, 9 марта 1993, 28 июня 1993
Calyx 1 (3) — 21 июля 1992, 9 марта 1993, 28 июня 1993
Calyx 1 (4) — 12 августа 1992, 3 марта 1993, 28 июня 1993
Calyx 2 (1) — 19 сентября 1992, 10 июля 1993
Calyx 2 (2) — 3 октября 1992, 10 июля 1993
Calyx 2 (3) — 14 ноября 1992, 10 июля 1993
Calyx 2 (4) — 10 декабря 1992, 10 июля 1993
Calyx 3 (1) — 12 января 1993, 31 августа 1993
Calyx 3 (2) — 9 февраля 1993, 31 августа 1993
Calyx 3 (3) — 20 марта 1993, 16 апреля 1993
Calyx 3 (4) — 16 апреля 1993, 31 августа 1993
Calyx 3 (5) — 24 марта 1994
Calyx 4 (1) — 26 мая 1993, 31 августа 1993
Calyx 4 (2) — 22 апреля 1994
Calyx 4 (3) — 17 мая 1994
Calyx 4 (4) — 8 июня 1994
Calyx 5 (1) — июль 1994
Calyx 5 (2) — январь 1995 (далее нет точных сведений).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Heath P. V. Dates of publication of Calyx volumes 1 to 4 // Calyx. 1995a. Vol. 5. N. 1. P. 19.
Heath P. V. Rowley rebutted // Calyx. 1995b. Vol. 5. N. 2. P. 55—61.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 XI 1996

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5 Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 5

Т. А. Работнов. История фитоценологии. М.: Аргус, 1995. 158 с.

B. M. MIRKIN, A. I. SOLOMESHCH, M. S. SAITOV. *T. A. RABOTNOV.* THE HISTORY OF PHYTOCOENOLOGY. 1995

Редактор рецензируемой книги В. Н. Павлов в своем кратком предисловии сообщает, что она была написана в период 1991—1992 гг. и предваряет ее следующей оценкой: «Ценность труда Т. А. Работнова, одного из крупнейших фитоценологов XX столетия ⟨...⟩ в том, что он — один из последних ныне здравствующих свидетелей и активных участников развития фитоценологии не только в нашей стране, но и в других странах мира. Ученый с мировой известностью, он на протяжении многих десятилетий обсуждал научные проблемы с крупнейшими научными авторитетами Германии, Великобритании, Голландии, США, Канады, Финляндии, Швеции, Японии и многих других стран. Со многими известными зарубежными геоботаниками (Г. Гамсом, Г. Элленбергом, Р. Тюксеном, Г. Вальтером, Р. Уиттекером, Д. Харпером, П. Грейг-Смитом и др.) Т. А. Работнов был знаком лично, постоянно переписывался, а также общался с ними на различных международных конгрессах, конференциях и симпозиумах. Подобная „сопричастность" к описываемому предмету и делает эту скромную по замыслу работу, особенно ее последнюю главу, оригинальной» (с. 3).

Книгу отличает не только отмеченная В. Н. Павловым «сопричастность» к истории, но и собственный взгляд автора на основные события истории науки о фитоценозах. Впрочем, такая «субъективная объективность» изложения материала вообще характерна для любой истории науки, которая не может не зависеть от избранного ракурса рассмотрения событий, отражающего круг интересов автора, от избранного масштаба (шкалы) периодизации и от неизбежной личностной оценки вклада в развитие науки разных исследователей.

На фоне уже опробированных временем фундаментальных трудов по истории науки о растительных сообществах В. Д. Александровой (1969), Г. И. Дохман (1973) и, в особенности уникальной историографической монографии Х. Х. Трасса (1976)[1] книга Работнова отличается лаконичностью. Небольшой объем книги стимулировал автора к рассмотрению истории науки в «макромасштабе». Он разделил историю фитоценологии на 3 этапа — предыстория, XVIII в. (глава «Начальный период разработки основ фитоценологии»), XIX в. (главы «Начальный период формирования фитоценологии», «Влияние Дарвина на развитие фитоценологии», «Фитоценологические школы в Западной Европе», «Развитие фитоценологии в США и Англии», «Работы Каяндера», «Развитие фитоценологии в России») и XX в. (глава «Изучение некоторых проблем фитоценологии в двадцатом столетии»).

Последняя глава занимает основной объем книги. При рассмотрении проблем фитоценологии двадцатого столетия автор остановился, главным образом, на вопросах, связанных с организацией фитоценозов. Вопросы «экстенсивной фитоценологии» — классификация, ординация, районирование и картографирование растительности, а также проблемы динамики растительности рассмотрены очень кратко. Работнов обсуждает исследования в области биогеоценологии и учение об экосистемах, учение о консорциях, аут- и синэкологических оптимумах и ареалах растений, ценотическое значение отдельных компонентов сообществ (фитоценотипы и стратегии), жизненные формы, экологические и биологические свойства растений, взаимоотношения между растениями (аллелопатия рассматривается отдельно), флористический состав сообществ, оценку участия видов в сообществах, внутриценозные структурные образования (в основном синузии), фитоценотические популяции (отдельно банки диаспор в почве), ярусность, мозаичность, сезонную и флуктуационную изменчивость, продуктивность, сукцессии.

---

[1] Цитируемые Т. А. Работновым издания в библиографию к рецензии не вошли.

Книгу завершает краткое заключение, в котором Работнов подчеркивает наиболее важные события развития науки о растительных сообществах и приводит схему смены парадигм по В. В. Мазингу (формационной, ассоциационной, континуальной и системной).

Ценность книги заключается в первую очередь в четких оценках вклада отдельных исследователей в развитие фитоценологии. В отличие от Трасса, процесс формирования теории фитоценологии Работнов не связывает с конкретными школами. Это вполне оправдано, так как развитие науки о растительности носит конвергентно-поливиргентный характер (Миркин, Наумова, 1996), т. е. одна и та же идея многократно независимо возникает в разных национальных научных коллективах, но затем происходит ее интеграция в единую межнациональную систему знания.

Работнова интересуют не приоритеты сами по себе, а те исследователи, которые оказали на развитие науки наибольшее влияние. К примеру, по Трассу, приоритет изучения первичных сукцессий принадлежит К. Беру, однако труды этого исследователя практически не оказали влияния на развитие фитоценологии, и потому Работнов с полным основанием связывает становление учения о сукцессиях с работами Г. Каулса и Ф. Клементса.

Наибольший вклад в развитие фитоценологии, по мнению Работнова, внесли А. Гумбольт, А. Гризебах, Х. фон Пост, Р. Гульт, Е. Варминг, А. Шимпер, О. Друде, Х. Раункиер, Г. Дю-Рие (автор исправляет имевшиеся в российской фитоценологии русские транскрипции фамилии знаменитого уппсальца, которого вначале именовали «Дю Риец», а потом «Дю Рие»), Ш. Флао, К. Шретер, Э. Рюбель, Г. Брокман-Ерош, В. Люди, Ж. Браун-Бланке, Г. Каульс, Ф. Клементс, А. Тенсли, Г. Глисон, А. Каяндер, Р. Тюксен, Г. Элленберг, Дж. Грайм, Дж. Харпер. Из числа русских исследователей как наиболее важные фигуры рассмотрены С. И. Коржинский, Г. И. Танфильев, А. Н. Краснов, Г. Н. Высоцкий, А. Я. Гордягин, И. К. Пачоский, В. В. Алехин, Н. Я. Кац, В. Н. Сукачев, А. П. Шенников, Л. Г. Раменский, Р. И. Аболин, Е. М. Лавренко, Н. В. Дылис, Б. А. Быков, В. Г. Карпов.

Очень полезен для современного читателя (причем не только для студентов, к которым в первую очередь обращена книга) выполненный Работновым анализ вклада в фитоценологию ученых XVIII и XIX столетий, так как доступ к соответствующим первоисточникам ограничен. Эта книга, как и уже перечисленные в начале рецензии фундаментальные историографические труды В. Д. Александровой, Г. И. Дохман и Х. Х. Трасса, позволяет понять преемственность основных положений теории современной науки о растительности, корни которой лежат в работах, которые были выполнены много лет назад.

На страницах книги — россыпи интереснейших фактов из истории фитоценологии, которые до Работнова были практически неизвестны. К примеру, приводятся высказывания Бейкера (Beaker, 1883), которые позволяют считать его предтечей континуализма: «Каждый вид обладает своей собственной возможностью приспособления к различным физическим условиям, и эта возможность очень различна в различных природных условиях, в разных родах и даже часто в различных видах одного и того же рода». Комментируя эту цитату, Т. А. Работнов пишет: «В этом положении достаточно ясно сформулировано представление об эколого-биологической индивидуальности видов растений. Бейкер высказал также соображение о том, что отдельные условия произрастания растений действуют на них совместно и поэтому часто трудно выяснить, какие из них имеют наибольшее значение» (с. 44).

Примером поливиргентной природы знания является и «откопанные» у И. К. Пачоского сведения о происхождении термина «фитосоциология»: «По И. К. Пачоскому, название „фитосоциология" последовательно возникло в Польше — в 1896 г., в России — в 1898 г., во Франции — в 1910 г., в США — в 1917 г., в Швейцарии — в 1917 г., в Швеции и Норвегии — в 1919 г.» (с. 56).

Следует специально отметить главу, в которой Т. А. Работнов анализирует влияние на развитие фитоценологии трудов Ч. Дарвина, который не только показал роль конкуренции как одной из форм борьбы за существование, но и был пионером

изучения сукцессий при внедрении нового вида и заповедовании (анализ последствий посадки сосны на верещатнике и его изоляции от выпаса). Работнов оценивает влияние работ Дарвина на С. И. Коржинского, который был предтечей взглядов В. Н. Сукачева, на Е. Варминга, О. Друде, Х. Раункиера. Впрочем, он отмечает и вклад О. П. де Кандоля, который по Дарвину исследовал роль взаимоотношений организмов.

Конечно, вызывает сожаление, что блестящий знаток истории континуализма, первым в СССР пропагандировавший достижения Дж. Кертиса и Р. Уиттекера, Т. А. Работнов, ограниченный малым объемом издания, не остановился на этом интереснейшем эпизоде развития фитоценологии.

При оценке этой книги не стоит говорить о том, чего в ней нет. Достаточно сказать, что в ней много полезного и она дополняет серию оригинальных вузовских учебников, которые вышли из-под пера этого продуктивнейшего ученого и педагога.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современная наука о растительности: генеалогия основных концепций и научные традиции // Успехи современной биологии. 1996. Т. 116. Вып. 1. С. 20—36.

Институт биологии УНЦ РАН
Уфа

Получено 23 V 1996

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1997. VOL. 82. N 5) **Page**

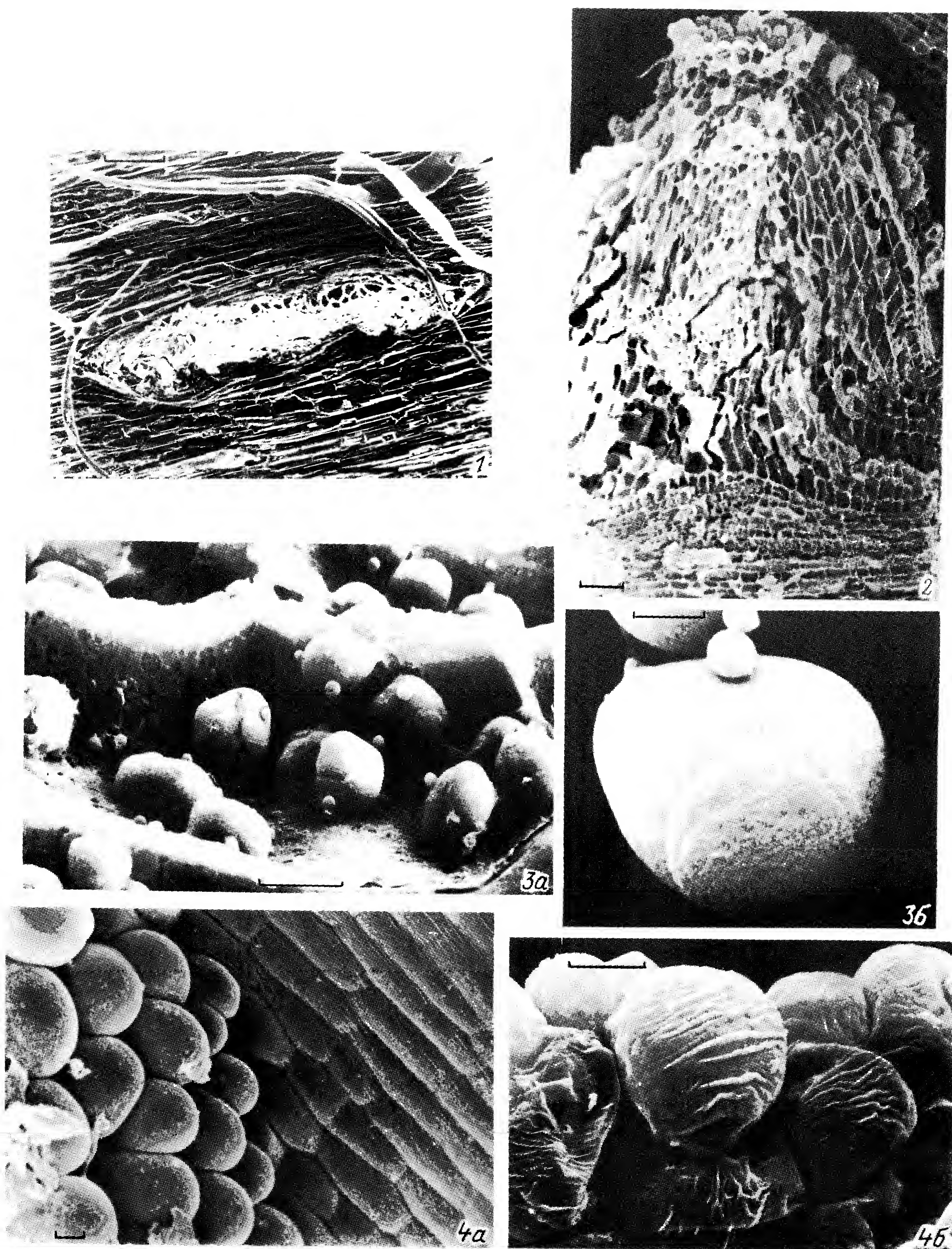


Таблица I.

1 — место проникновения гаустории *Cuscuta europaea* в стебель *Urtica dioica*; *2* — скол аберрантной гаустории *Cuscuta europaea*; *3* — лейкопласты с крахмалом в клетках коровой паренхимы *C. europaea* (*а* — общий вид, *б* — отдельный лейкопласт); *4* — трансформация эпидермы *C. europaea* при образовании гаустории (*а* — начальный этап, *б* — облитерация). Масштабная линейка: *1, 2* — 100 мкм; 3*а*, 4*а, б* — 10 мкм; 3*б* — 1 мкм.

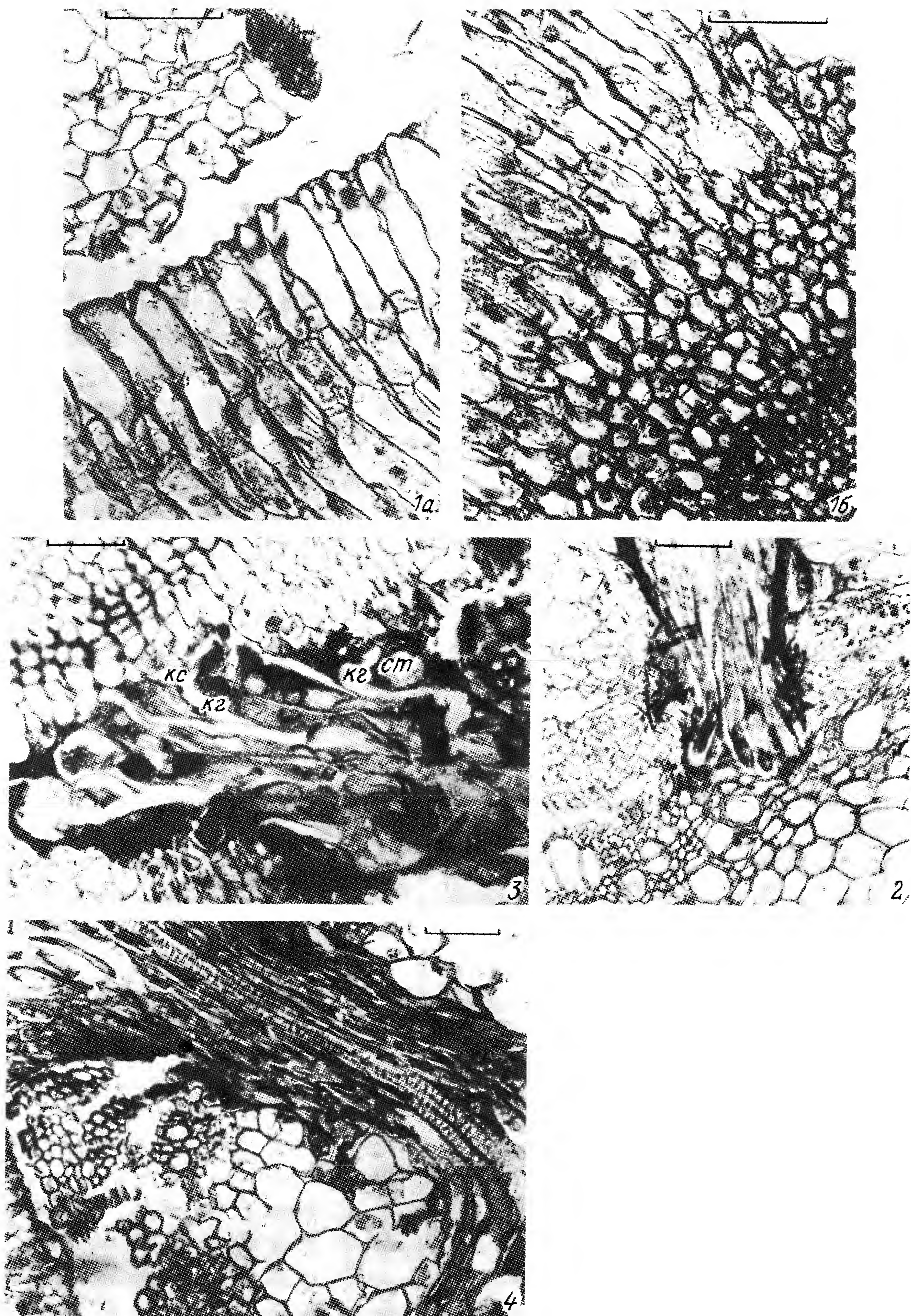


Таблица II.

1 — фрагмент поперечного среза аберрантной гаустории *Cuscuta europaea* (*а* — апикальная часть; *б* — базальная часть; *2* — проникновение гаустории *C. europaea* в стебель *Rubus idaeus* (поперечный срез); *3* — контакт лидирующих клеток гаустории *Cuscuta europaea* с проводящей системой *Convolvulus* sp. (*ст* — ситовидная трубка, *кс* — ксилема, *кг* — клетки гаустории); *4* — проводящие элементы ксилемы в гаустории *Cuscuta europaea*. Масштабная линейка — 100 мкм.

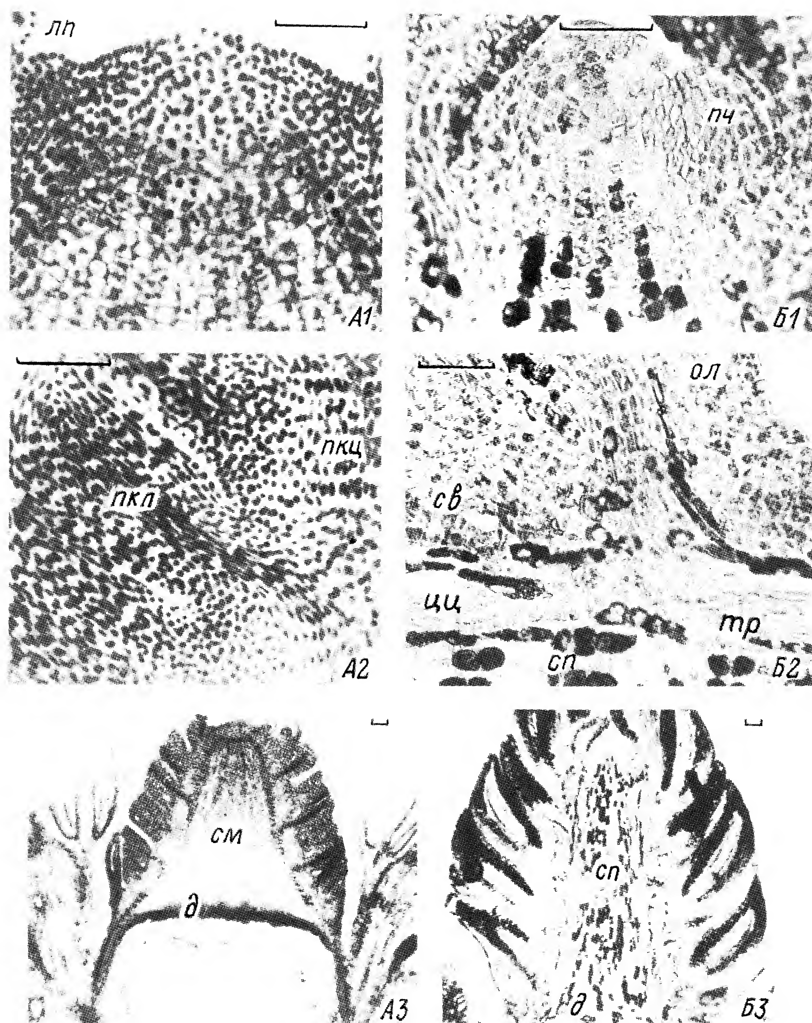


Таблица I. Зачаток вегетативного побега *Picea obovata* в терминальной почке на конце ветви 2-го порядка в средней части кроны ранней весной, 21 апреля 1984 г. (*А*) и в состоянии активного гистогенеза, 18 мая 1984 г. (*Б*).

А1 — терминальный апекс; *А2* — примордий листа из средней части зачатка побега; *А3* — общий вид зачатка побега, *Б1* — терминальный апекс; *Б2* — стебель с основанием листа в средней части побега; *Б3* — общий вид зачатка побега. *д* — диафрагма, *лс* — листовой след, *лп* — листовой примордий, *ол* — основание листа, *пкл* — прокамбий листа, *пкц* — прокамбий проводящего цилиндра стебля, *пч* — примордий кроющей чешуи почки, *см* — сердцевинная меристема, *сп* — сердцевинная паренхима, *тр* — трахеиды, *цц* — проводящий цилиндр стебля. Масштабная линейка — 100 мкм.

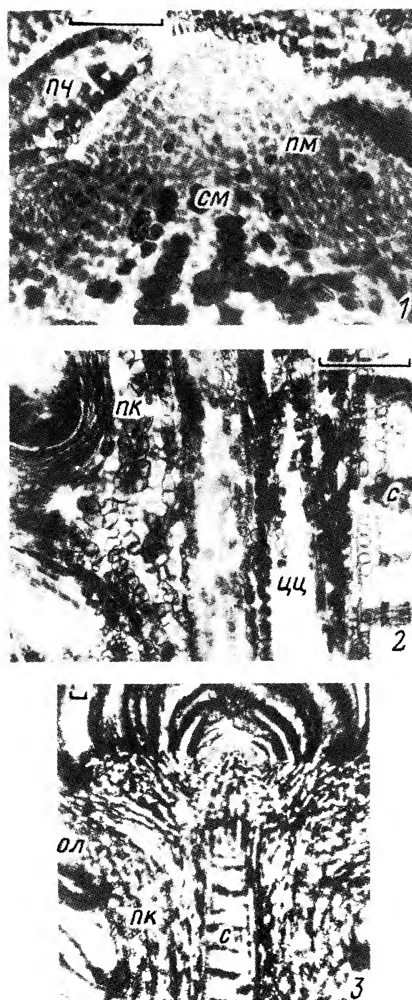


Таблица II. Молодой побег вскоре после распускания из терминальной почки на конце ветви 2-го порядка в средней части кроны, 4 июня 1984 г.

1 — терминальный апекс, *2* — стебель с основанием листа в средней части побега, *3* — верхушка молодого побега с терминальной почкой. *пк* — паренхима коры, *пм* — периферическая меристема, *с* — склереиды сердцевины. Остальные обозначения те же, что и в табл. I. Масштабная линейка — 100 мкм.

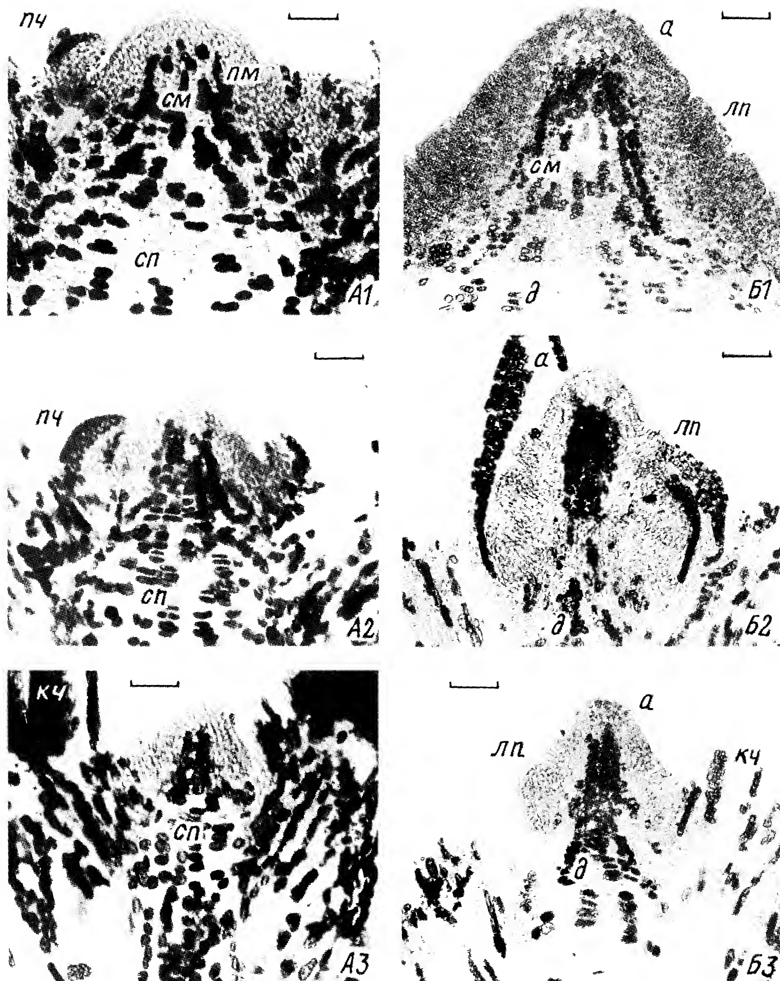


Таблица III. Апексы терминальных почек в конце активного осевого роста стебля побегов, 22 июня 1984 г. (*А*) и зачатки побегов в терминальных почках на этапе заложения примордиев хвои, 31 июля 1984 г. (*Б*).

А1, А2 — побеги из средней части кроны: *А1* — 2-го порядка; *А2* — 5-го порядка, с заторможенным ростом; *А3* — 2-го порядка из основания кроны. *Б1, Б2* — побеги из средней части кроны: *Б1* — 2-го порядка; *Б2* — 5-го порядка, с заторможенным ростом; *Б3* — 2-го порядка из основания кроны. *а* — апекс, *кч* — кроющая чешуя. Остальные обозначения те же, что и в табл. I и II. Масштабная линейка — 100 мкм.

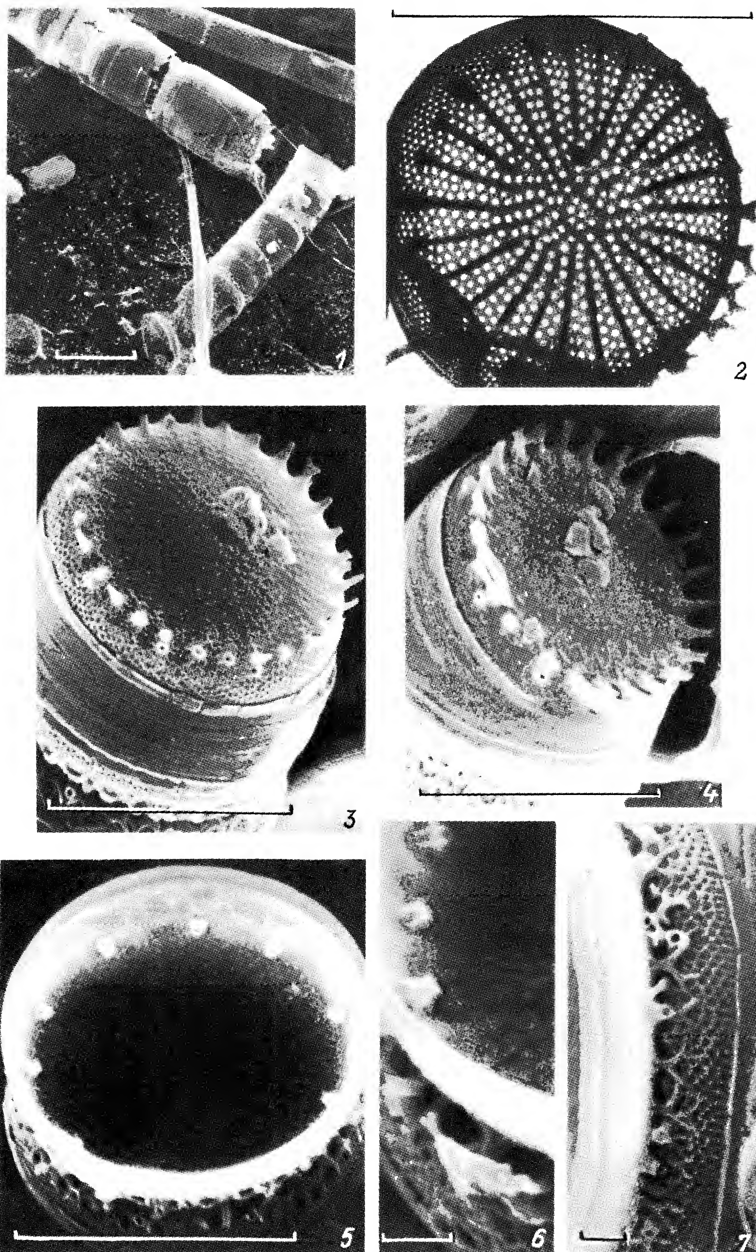


Таблица I.

1 — *Stephanodiscus binderanus* var. *binderanus* и *S. binderanus* var. *oestrupii*, колонии; *2—7* — *S. binderanus* var. *oestrupii* *2* — створка, *3, 4* — разделительные створки, *5* — внутренняя поверхность створки и краевые выросты с опорами, *6* — двугубый и краевые выросты с опорами, *7* — вариации формы шипов. *1* — Шекснинское водохранилище, *2—5* — Дунай *6, 7* — Обская губа. Масштабная линейка: *1—5* — 10, *6—7* — 1 мкм (*1, 3—7* — СЭМ, *2* — ТЭМ).

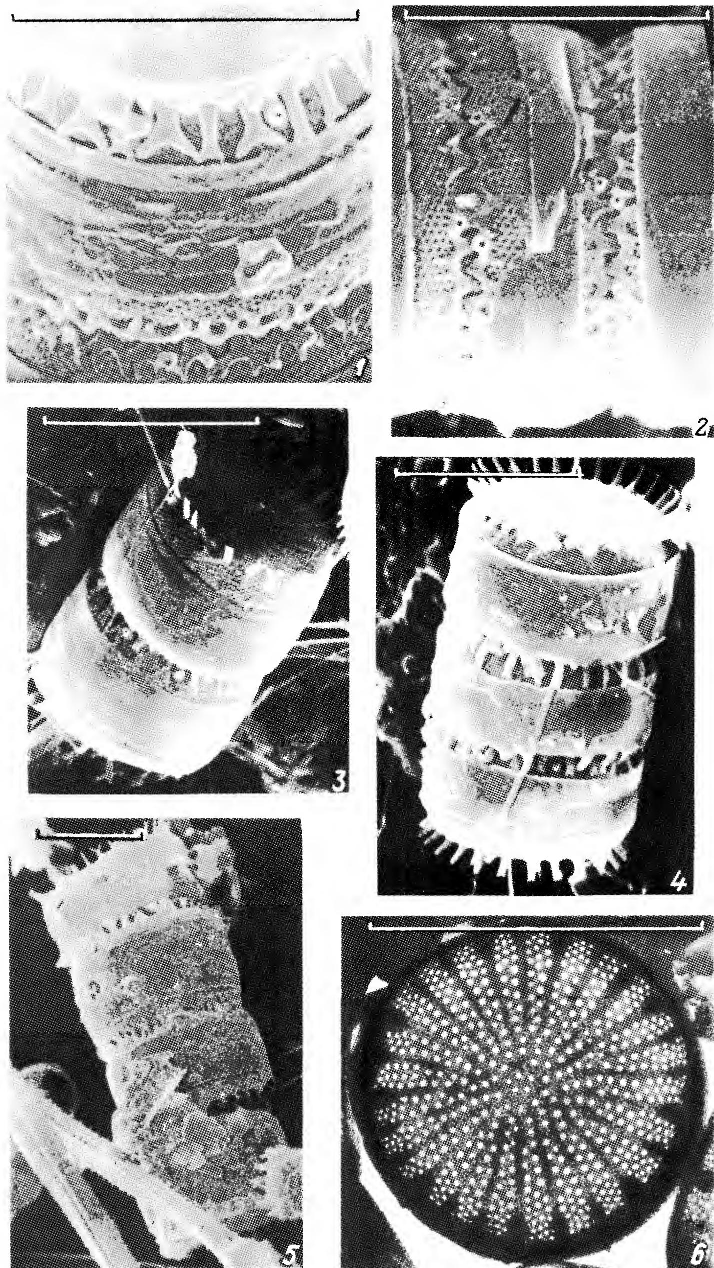


Таблица II.

1, 2 — *Stephanodiscus binderanus* var. *oestrupii* (вариации формы шипов); *3—6* — *S. hantzschii*: *3—5* — колонии с шипами различной формы, *6* — створка. *1, 2, 6* — Дунай, *3, 4* — Рыбинское водохранилище, *5* — Обская губа. Масштабная линейка: *1—6* — 10 мкм (*1—5* — СЭМ, *6* — ТЭМ).

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1997. Т. 82. № 5) Стр.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал. 1997. Т. 82. № 5. 1—136.*